

SOCIETAS PRO FAUNA ET FLORA FENNICA

ACTA
BOTANICA FENNICA

28

HELSINGFORSIAE 1941

ACTA BOTANICA FENNICA 28

EDIDIT

SOCIETAS PRO FAUNA ET FLORA FENNICA

STUDIEN ÜBER FRAXINUS EXCELSIOR L.

VON

EMIL HULDÉN

MIT 40 TABELLEN, 5 DIAGRAMMEN, 1 PROFIL UND 1 TEXTFIGUR
SOWIE 26 ABBILDUNGEN UND 2 KARTEN

EINGELIEFERT AM 24. SEPT. 1940

HELSINGFORSIAE 1941

HELSINGFORS 1941
DRUCK VON A.-G. F. TILGMANN

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Problemstellung, Untersuchungsmethode und Exkursionen	5
I. Übersicht über das Verbreitungsgebiet der Esche	10
II. Die Wuchsform der Esche	15
Die Dimensionen der Esche	15
1. Die Klimafaktoren	17
A. Der Lichtfaktor	17
Das Licht als Hauptfaktor	17
Das Längenwachstum. Die Sprossbildung. Störungen in der Blattstellung am Spross. Die Seitensprosse. Die Blatt- verschiebung am Spross. Drehungs- und Zerteilungserschei- nungen. Der Entwicklungsverlauf der Blätter. Die innere Struktur der Blätter. Lichtbedürfnis und Assimilation. . .	
Die teilweise Mitwirkung des Lichtfaktors	53
Der Lichtfaktor bei der Anreicherung des Bodens. Licht und Kronenform. Die Stammkrone der Waldesche. Die Esche auf Weideland.	
B. Der Windfaktor	57
Die Kronenreinigung. Asymmetrie der Krone. »Stock- werke«. Ästigkeit. Strauchförmige Ufereschen. Zusammen- fassung.	
C. Der Temperaturfaktor	63
Die Belaubung. Künstliches Austreiben von Knospen. Die Belaubungszeit. Der Standort und seine Temperatur. Der Übergang von Westeuropa zu dem kontinentaleren Binnen- europa. Die Blätter und die Temperatur. Die floralen Sprosse und die Temperatur. Vergleich zwischen Eschen- gebieten in Nord- und Südeuropa. Die Entlaubung.	
2. Die edaphischen Faktoren	88
A. Der Wasserfaktor	88
Der Einfluss des Niederschlages auf den Wasser-Luft- zustand des Bodens. Die Dichtung des Bodens durch Sickerwasser. »Abkriechende« Böden. Zusammenfassung und Vergleichung. Durch Landhebung und Akkumulation geschaffene Eschenstandorte. Die Bodenfeuchtigkeit. Die Transpiration. Der Wasserfaktor auf einigen Eschenstand- orten: Estland, Lettland, Litauen, Polen, Tschechoslowa- kei, Ungarn, Italien, Spanien. Übersicht (der Wasser- faktor).	
B. Der Kohlensäurefaktor. Mikroorganismen	112

C.	Die physikalische und chemische Beschaffenheit des Bodens.....	112
	<i>Mineralböden</i> : Sandboden. Flachgründiger Boden. Kalkhaltiger Boden. Kalkmoräne mit dünner Bodenschicht. Tiefgründige Kalkmoräne. Kalkhaltiger Moränenton. Übersicht.	
	<i>Organogene Böden</i> : Torfboden. Humusboden. Übersicht.	
D.	Die Durchlüftung des Bodens	138
	Die Esche auf versumpften Böden. Zusammenfassung.	
E.	Der Nahrungsfaktor	148
	Gelber Blattfarbton. Die Länge der Zuwachsperiode. Die Dimensionen der ober- und unterirdischen Pflanzenteile. Die Nährstoffe auf gewissen Stellen in Finnland.	
F.	Der pH-Faktor	156
	Die pH-Amplituden. pH-Schwankungen infolge von Mikroorganismen. pH-Schwankungen infolge aufsteigenden sauren Grundwassers. Jahreszeitliche pH-Schwankungen. Die pH-Schwankungen auf dem Standort und die pH-Forderungen der Esche. Übersicht und Zusammenfassung (pH des Bodens).	
III.	Der Fortpflanzungsfaktor	174
1.	Vegetative Fortpflanzung	174
2.	Sexuelle Fortpflanzung	176
	Blüten. Die Bestäubung. Die Frucht. Form und Bau der Frucht. Die Fruchtausbreitung. Die Keimungsbedingungen.	
IV.	Die biotischen Faktoren	184
	Die Esche in Konkurrenz mit anderen Pflanzen; Genetische Konstitution und Konkurrenztauglichkeit. Schutz und Konkurrenz im Mischbestand. — Übersicht (biotische Faktoren).	
V.	Die Kulturfaktoren	191
	Die Beeinflussung durch Tier und Mensch. Hiebe und Stubbenzerfall. Untergangsstadien der Esche. Anbau. Übersicht und Zusammenfassung (Kulturfaktoren).	
VI.	Die Migrationsfaktoren	196
	Erstes Vorkommen von <i>Fraxinus</i> . Früchte und fossile Fundorte. Die Migration der Esche.	
VII.	Folgerungen für den Anbau der Esche	197
VIII.	Zusammenfassung der Untersuchungsergebnisse	201
	Literaturverzeichnis	209
	Karten und Standortsverzeichnis	230—233
	Abbildungen 1—26	235

Problemstellung, Untersuchungsmethode und Exkursionen.

Ein tieferer Einblick in das Wesen der Vegetation und die Art und Weise, wie die Landschaft durch sie bestimmt wird, setzt eine eingehende Kenntnis der einzelnen Pflanzenarten voraus, aus denen die Pflanzenassoziationen bestehen.¹

Die vorliegende Arbeit hat sich die Untersuchung von *Fraxinus excelsior* zur Aufgabe gemacht, einer Holzart, die über weite Gebiete Europas und Vorderasiens verbreitet ist. In der Landschaft macht sie sich in verschiedenem Grade geltend und zwar in Abhängigkeit vom Klima, vom Boden und von der begleitenden Vegetation. PALMGREN (1912) hat die Ökologie von *Hippophaë rhamnoides*, KUJALA (1924) die von *Alnus glutinosa* beleuchtet. Unmittelbar nach diesen beiden oder direkt nach der Schwarzerle, wo *Hippophaë rhamnoides* fehlt, folgt in der Strandformation *Fraxinus excelsior* auf den besseren Standorten an der Ostsee und in den in diese entwässernden Flussgebieten.

Mit der Art selbst als Indikator wird nun in dieser Arbeit der Versuch gemacht, die *Umweltbedingungen*, die für die mehr oder weniger hervortretende Stellung der Esche im Pflanzenbestand massgebend sind, zu erforschen. Dazu ist ein Einblick in die Reaktion von *Fraxinus excelsior* auf die den Baum beeinflussenden Milieufaktoren notwendig.

Auf Grund eingehender Kenntnis der Lebensbedingungen dieses Baumes kann man mit ihm als Indikator eine Anzahl Eschenstandorte in Europa charakterisieren.

Eine genauere Kenntnis von *Fraxinus excelsior* dürfte auch forst- und landwirtschaftlich von Bedeutung sein, denn:

¹ A. PALMGREN (1912, S. 7) beginnt seine Studie über *Hippophaë rhamnoides* mit den Worten: »Während verschiedener Sommer habe ich auf Åland Material gesammelt für eine Darstellung der Flora und Vegetation dieser Inselgruppe. Dabei habe ich die Überzeugung gewonnen, dass zu diesem Zweck ein möglichst vielseitiger Einblick in die Biologie der bemerkenswerteren Arten anzustreben sei. Abgesehen von dem zuverlässigeren Ausgangspunkt, den die nähere Kenntnis dieser Verhältnisse beim Studium der Vegetation eines Gebietes zu gewähren vermag, wird dieselbe in vielen Fällen sicher auch geeignet sein das Vorkommen und die Verbreitung anderer Arten zu beleuchten.»

- 1) liefert die Esche *gutes Nutzholz*, das für die Selbstversorgung vieler Länder auf diesem Gebiete von grossem Werte ist, und
- 2) ist die Esche als anspruchsvolle Holzart ein *ausgezeichneter Indikator für das Vorkommen erstklassigen zum Ackerbau geeigneten Bodens*. Der Ackerbau hat an vielen Stellen auf Åland, in Südschweden und in den Baltischen Ländern und auch anderswo in gelichteten Eschenhainen begonnen.

Eine Untersuchung der Eschenstandorte wird somit auch einen Einblick in den Umwandlungsprozess der unberührten Natur in Kulturboden ermöglichen.

Die exakte Forschung sucht womöglich durch Experimente ihre Ergebnisse abzuleiten. Bei einer so grosswüchsigen Art wie *Fraxinus excelsior* sind Laboratoriumsuntersuchungen ziemlich schwer auszuführen. Wohl aber kann die Genauigkeit solcher Versuche in gewissem Umfang auch in der freien Natur erreicht werden, und zwar ohne die Mängel, die in mancher Hinsicht dem Milieu im Laboratorium anhaften. Ich habe bei meinen Studien in der Natur durch experimentelle Behandlung des Problems diese Genauigkeit zu erreichen versucht.

Da die Esche sehr verschiedene Standortsmodifikationen zeigt, legte ich bei meinen Untersuchungen in erster Linie Wert darauf, die verschiedenen Faktoren nachzuweisen, welche die Wuchsform der Esche bestimmen, z. B. ihr Höhen- und Sprosswachstum, die Blattverschiebungen, Störungen in der Internodienlänge, die Entwicklung der Blättchen usw., sowie die Bedingungen für die Entstehung einer abweichenden inneren Struktur bei den Blättern verschiedenen Charakters und die daraus sich ergebende verschiedenartige Stoffproduktion zu erforschen.

Um bei meinen Untersuchungen möglichst eindeutige Ergebnisse zu erhalten, habe ich Versuche mit besonders geeigneten und ausgewählten Eschenindividuen vorgenommen, die vegetativ aus ein und derselben Wurzel hervorgegangen waren und also gleiche genetische Konstitution besaßen. Dadurch liessen sich die Entstehungsbedingungen der aus den verschiedenen Faktoren hervorgegangenen Standortsmodifikationen der Esche einigermaßen eindeutig bestimmen. Ferner habe ich durch Veränderung der Zusammensetzung der Baum-, Strauch- und Krautvegetation — um z. B. den Einfluss des Wasserfaktors nachzuweisen — Eschenlokalitäten untersucht, auf denen die ökologischen Verhältnisse, abgesehen von der Wasserzufuhr, möglichst gleich waren. Unter im übrigen gleichen Verhältnissen habe ich ferner beispielsweise das Gipfelwachstum und die Kronenform in verschiedenen Spezialgebieten beobachtet, die teils dem Winde ausgesetzt waren, teils durch Erhebungen oder die Begleitvegetation der Esche windgeschützt waren. Ausserdem wurde die Blüten- und Fruchtbildung, die Samenverbreitung und der Kampf um den Raum unter zunehmendem Einfluss des Ackerbaus von mir untersucht.

Experimentelle Untersuchungen der obengenannten Art werden für die Esche erleichtert, wo das Gelände kupiert ist und langgestreckte Uferformationen von *Fraxinus excelsior* mit gleichen ökologischen Bedingungen und gleicher Begleitvegetation vorkommen, wie es z. B. auf Åland der Fall ist. Der ausgedehnte Schärenhof von wechselnder Grösse und verschiedenartiger Gestaltung des Geländes bietet dort in den einzelnen Küstengebieten verschieden scharf markierte Vegetationszonen. Für Studien der oben angedeuteten Art gibt es kaum einen besseren Ausgangspunkt als Åland, da man dort ausserdem innerhalb eines sehr begrenzten Gebietes gegebenenfalls die Möglichkeit hat, eine grosse Anzahl von einzelnen Bäumen und Spezialgebieten unter den ungleichartigsten Verhältnissen hinsichtlich des Lichtes, Windes und der Temperatur sowie der edaphischen Verhältnisse fast gleichzeitig zu beobachten.

Die Allgemeingültigkeit der auf Åland erhaltenen Ergebnisse habe ich auf Exkursionen in anderen Gegenden und Gebieten mit abweichendem Klima und Boden und wechselnder Begleitvegetation nachzuprüfen gesucht. Um insbesondere einen Einblick in die Bedeutung des Klimas zu erhalten, habe ich teils in Flusstälern, teils in verschiedenen Höhenzonen der Alpen nach Entsprechungen für die åländischen Standorte gesucht und dort auch vergleichbare Standorte und gute Übereinstimmungen gefunden. Die Ergebnisse auf Åland konnten somit an Längs- und Querprofilen durch Europa nachgeprüft und bestätigt werden.

In den Pflanzenverzeichnissen wurde NORRLINS pflanzen-topographische Skala 1—10 verwendet. Das Vorkommen der Begleitvegetation ist folgendermassen angegeben¹:

Deckend:	10	Beimischung anderer Pflanzen	1—4	
	9	»	»	4—6
	8	»	»	6—7.5
Reichlich:	7	Zwischenraum	1—6 Zoll (2.5—15 cm)
	6	»	0.5—1.5 Fuss (15—45 »)
	5	»	1.5—3 » (45—90 »)
Zerstreut:	4	»	3—6 » (90—180 »)
	3	»	6—15 » (180—450 »)
Spärlich:	2	»	15—30 » (450—900 »)
	1	»	über 30 » (< 900 »)
Vereinzelt				

Einzelne Spezialgebiete wurden mehrmals (s. Standortsverz. der Karten) besucht. Hinsichtlich des Verfahrens bei der Wurzeluntersuchung sei auf ENGLER (1903) hingewiesen.

Die Pflanzennamen sind in der Hauptsache nach LINDMAN: Svensk fanerogamflora 2. Aufl. 1926 und für die Kryptogamen nach KROK und ALMQUIST: Svensk flora, Stockholm 1917, angegeben.

¹ Aus PALMGREN 1912, S. 142 u. 1915—1917, I, S. 150.

Exkursionen. Die Feldarbeiten habe ich hauptsächlich in Südfinnland ausgeführt, ferner im südlichen Teil von Schweden und Norwegen, in den Baltischen Ländern, in Polen und der ehemaligen Tschechoslowakei, Ungarn, Italien, der Schweiz, Frankreich, Deutschland und Dänemark. Sie erstreckten sich über neun Sommer. In den beiden ersten Jahren, 1927 und 1930, wurde Åland um die Mittsommerzeit in kürzeren Zeitabschnitten floristisch untersucht. An die Sommerarbeit 1930 schloss sich im Juli d. J. eine Exkursion nach den südlichen Teilen von Schweden und Norwegen sowie nach dem mittelschwedischen Tiefland bis nach Uppsala an. In den Jahren 1931 und 1932 umfassten die Exkursionen in den Monaten Juni und Juli Åland, wo sämtliche Kirchspiele durchforscht wurden. Im August 1931 verlegte ich meine Tätigkeit in die Gegend von Ekenäs—Hangö. Anschliessend an die Exkursionen auf Åland 1932 wurde eine weitere Reise nach Eschenlokalitäten im mittelschwedischen Tiefland unternommen, ausserdem Exkursionen nach Osten bis in die Gegend von Åbo und in die Kirchspiele Kyrkslätt und Sibbo in Südfinnland. Die Arbeit im Sommer 1933 war ganz dem Studium verschiedener Eschenlokalitäten in Ost-, Mittel- und Süd-Europa gewidmet, während die Sommermonate 1934—36 zu experimenteller Arbeit in Südfinnland verwendet wurden. An die Arbeiten im Sommer 1937 schloss sich eine Reise in die Gegend von Lugano sowie in die Alpentäler nördlich von Nizza und in die Gegenden am mittleren Po an.

In Sch a u m a n s Schulgarten in Jakobstad (ca. 63° n. Br.) habe ich jahrelang im Herbst, Winter und Frühjahr angepflanzte Exemplare von *Fraxinus excelsior* regelmässig beobachtet, im Mai und September auch an anderen Orten in der Nähe von Jakobstad angepflanzte Eschen als Untersuchungsobjekte benutzt.

Meine Exkursionsausrüstung umfasste (ausser Fernglas, Kompass und Karten) Lyths Höhenmesser, Zuwachsbohrer, Migos-Zylinder, Erdbohrer, Kamera, Mikroskop, Messband, Handbeil, Astschere, Reagenzgläser zur Aufbewahrung von Bodenproben, ausserdem destilliertes Wasser. Die Flaschen und Pipetten sowie die übrigen Glassachen waren Jenaer Glas. Die Lichtmessungen wurden mit zwei Dauer-Photometern Eder-Hecht (Keilkonstante 0.305) ausgeführt.

Die Indikatoren waren folgende: Bromkresolgrün (pH 3.8—5.4), Chlorphenolrot (pH 5.1—6.7), Bromkresolpurpur (pH 5.4—7.0), Bromthymolblau (pH 6.1—7.7) und Phenolrot (pH 7.0—8.6).

Zur Kontrolle wurden bei der Bestimmung des pH-Wertes jeder Bodenprobe zwei Indikatoren benutzt. Da trockene, sandhaltige Bodenarten im allgemeinen geringe Pufferungskapazität haben, wurden sie sogleich bei der Probenahme in dem Reagenzglas mit destilliertem Wasser gemischt und der pH-Wert später bestimmt.

Auf *Fraxinus excelsior* als geeigneten Forschungsgegenstand bin ich von Professor ALVAR PALMGREN hingewiesen worden, der mir im Verlaufe der Arbeit mit Rat und Tat in mancherlei Weise geholfen hat. U. a. wurde es mir ermöglicht, in vier Sommern an seinen Exkursionen auf Åland teilzunehmen. Durch seine früheren Arbeiten und durch sein in jahrzehntelanger Arbeit gesammeltes reiches Kartenmaterial hat er mir einen vertieften Einblick in die botanische Eigenart Ålands gegeben. — Dankbar gedenke ich auch der Hilfe von Professor CARL SKOTTSBERG in Göte-

borg. Für das grosse Entgegenkommen in den Bibliotheken, Botanischen Gärten und Museen in Helsingfors, Stockholm, Uppsala, Lund, Oslo, Kopenhagen, Wien, Brünn, Kaunas, Warschau und Berlin spreche ich den betreffenden Stellen meinen besten Dank aus, insbesondere den Herren Professoren C. REGEL in Kaunas, B. HRYNIEWIECKI in Warschau, FR. KNOLL in Wien und K. LINKOLA und RUNAR COLLANDER in Helsingfors. Zu besonderem Dank verpflichtet bin ich dem Vorstande der SOCIETAS PRO FAUNA ET FLORA FENNICA dafür, dass die Gesellschaft trotz der schweren Zeiten meine Arbeit in ihre Schriftenserie ACTA BOTANICA FENNICA aufgenommen hat.

I. Übersicht über das Verbreitungsgebiet der Esche.

Die wildwachsende Esche (*Fraxinus excelsior* L.) ist auf geeigneten Standorten fast über ganz Europa verbreitet und kommt auch in gewissen Teilen von Vorderasien vor. Siehe die Karten am Ende dieser Arbeit.

In Grossbritannien verläuft die Nordgrenze von Westen nach Osten durch Schottland (BENTHAM, 1866), wo das Klima bei 300 m. ü. d. M. das weitere Vordringen der Esche verhindert.

In Norwegen geht die Esche nach BLYTT (1861, S. 707) bis nach Stjørdalen, Tutterøen und Løksvik am Drontheimer Fjord bei 63° 40' n. Br. In einem weiten Bogen nach Südwesten und Süden umkreist sie die norwegischen Fjelde in einer Höhe von 313—470 m ü. d. M. Sie kommt in den südlichen unteren Tälern häufig vor. Beispielsweise im Kirchspiel Granvin bilden *Fraxinus*, *Corylus*, *Tilia*, *Ulmus* und *Quercus* einen wichtigen Bestandteil der Wälder an den tiefer gelegenen sonnigen Hängen (SELLAND, 1904). Vgl. auch EKRHEIM (1935, S. 66), VE (1930, S. 77; 1940, S. 140).

In Schweden verläuft die Nordgrenze der Esche über das mittelschwedische Tiefland durch Värmland und Västmanland ungef. auf 60° n. Br. Dann wendet sie sich nach Norden durch Dalekarlien und Gästrikland und erreicht die Küste des Bottnischen Meerbusens zwischen Söderhamn und Hudiksvall bei 61° 25' n. Br. (HALDEN, 1928).

Die nördlichsten Vorposten in Finnland finden sich bei Raumo, Aspö (HJELT, 1923, S. 264), in den Kirchspielen Kalvola, Hauho, Asikkala und Hollola (HJELT, l. c., S. 267). Ferner wächst die Esche im Kirchspiel Sippola sowie auf der Karelischen Landenge. Siehe LAGERBERG u. a. (1940, S. 1097, Karte).

Angepflanzt kommt *Fraxinus excelsior* bedeutend weiter nördlich vor, oft in strauchartiger Form, in Norwegen bis nach Tromsø (CAJANDER, 1917, S. 621), in Schweden bei Piteå, in Finnland bei Uleåborg (HJELT, 1923, S. 267) und Jakobstad (Apotheker C and o l i n s Villa, S c h a u m a n s Schulgarten).

Die Ostgrenze der Esche verläuft (nach HERDERS Referat von SOBITSCHESKY, 1887) in Russland durch das ehemalige Gouvernement St. Petersburg an Schlüsselburg vorbei und längs des Ufers des Flusses Wolchow. Auch hier tritt die Esche in Strauchform auf. An den Stellen, wo sie in der Umgebung

von Leningrad Baumform erreicht und fast jedes Jahr blüht, kommen die Früchte jedoch nicht zur Reife. In der Gegend von Grjasowetz im Gouvernement Wologda findet sich die Esche in Gebüsch. Im ehemaligen Gouvernement Nowgorod kommt sie in der Gegend von Krestzi und Waldai, aber nur spärlich und in Form von kleinen Bäumen vor. Die Grenze verläuft dann durch den nordwestlichen Teil des ehemaligen Gouvernements Twer in der Nähe von Wyschni-Wolotschok, Beshetz und Kaschin, im Gouvernement Jaroslaw über Myschkin, Romanow und Jaroslaw. Nur als kleiner Baum und Strauch wächst sie im Gouvernement Jaroslaw. [Ihre Nordgrenze fällt hier mit der Südgrenze von *Rubus chamaemorus* und *R. arcticus* zusammen (DIMITRIEW, 1906).] Von hier aus geht die Grenze weiter im Gouvernement Wladimir über Schin, Wjasniki und Gorochowetz, im Gouvernement Nischnij-Nowgorod über Gorbatow, Knjagin in und Sergatsch, im Gouvernement Simbirsk über Kurmgsch, Ardatow, Alatyr und Korssun, im Gouvernement Pensa über Gorodischze und Pensa sowie von hier im Gouvernement Saratow über Serdobsk und Balaschow bis in das Gebiet der Donischen Kosaken, wo die Esche in den nördlichen Teilen desselben vorkommt.

Nach der südrussischen Steppe vorzudringen wird *Fraxinus excelsior* durch Trockenheit gehindert. Nur in den »Auewäldern« dringt sie nach Südosten vor, zusammen mit *Quercus pedunculata*, *Ulmus effusa*, *U. campestris*, *U. suberosa*, *Acer platanoides*, *A. campestre*, *A. tatarica*, *Tilia parvifolia*, *Corylus avellana*, *Ligustrum vulgare*, *Prunus padus*, *Evonymus verrucosa* und *E. europaea* (TANFILJEW, 1905).

Im Taurischen Gouvernement kommt die Esche sowohl in der Steppe wie auch im Gebirge vor, im letzteren an den Südhängen in der Buchenzone zwischen 1500—3500' Höhe mit mitteleuropäischen Laubhölzern untermischt.

Daran schliesst sich das pontische Gebiet im südwestlichen Kaukasus vom Schwarzen Meer hinauf bis ins Gebirge an, also das Gebiet zwischen ca. 41° und 44° n. Br. Hier in dem feuchtesten Klima des Kaukasus wachsen *Fraxinus excelsior*, *Acer pseudoplatanus*, *A. campestre*, *A. platanoides*, *Tilia platyphylla*, *T. parvifolia*, *Ilex aquifolium*, *Buxus sempervirens*, *Laurus nobilis*, *Castanea vulgaris*, *Quercus pedunculata*, *Q. sessiliflora*, *Carpinus betulus*, *Pinus silvestris*. Die Sträucher sind immergrün, und die Vegetation erinnert an die Spaniens (PALIBINE, 1908).

Während *F. excelsior* im Gouvernement Astrachan im Uralgebiet und in Sibirien fehlt, kommt sie wieder im Kaukasus an den nördlichen Gebirgshängen vor. RADDE (1899, S. 181) erwähnt in seinem Verzeichnis der Holzarten in Kolchis und Kaukasien u. a. die Esche als in 0—1800 m Höhe an der Nord- und Südseite im ganzen Gebiet vorkommend, auch im Talysch an den Abhängen der höher gelegenen Bergwälder. Talysch ist das südlichste Gebiet

von Sowjetrussland. Es ist im Süden und Westen begrenzt von Persien, im Osten vom Kaspischen Meer, im Norden von der Mugansteppe. Der Sommer ist hier überall heiss und trocken, der Herbst und Winter dagegen sehr niederschlagsreich. Die Vegetation hat stellenweise einen fast subtropischen Charakter. Die Wälder können in Niederungs- und Montanwälder eingeteilt werden. Die ersteren sind häufig versumpft, reich an Schlingpflanzen und oft fast undurchdringlich. Die Montanwälder, die sich in mehrere Stufen einteilen lassen, bestehen in den unteren Teilen aus *Diospyros lotus*, *Tilia platyphylla*, *Juglans regia*, *Fraxinus excelsior*, *Fagus orientalis*, *Acer insigne*, *Albizia julibrissin*. In dem durch grössere Trockenheit gekennzeichneten westlichen Teil des Talyschgebietes finden sich Strauchbestände von *Rhamnus* und *Juniperus* mit Beimischung von *Astragalus*- und *Acantholimon*-Polstern (SCHMIDT, 1932). LINGELSHEIM (1920, S. 50) erwähnt nach POST einen isolierten Eschenstandort im Amanus-Gebirge.

In Transkaukasien kommt die Esche auch auf den trockenen Höhen im Gouvernement Erivan vor, z. B. auf den Bergen bei Bambak und Daralages; in der Gegend von Daratschischag geht sie bis zu 1800 m ü. d. M. hinauf. CAJANDER (1917, S. 621) erwähnt das Vorkommen der Esche in Kleinasien.

An der Südgrenze ihres Vorkommens auf der Balkanhalbinsel tritt die Esche nach ADAMOVIĆ (1909, S. 128) nur in geringerem Umfang auf, vorzugsweise in grösserer Höhe zusammen mit der Mannaesche. E. v. HALÁCSY (1894) erwähnt in seinem Beitrag zur Flora von Epirus, dass auf das Maccia-Dickicht in der Küstenzone in 350—400 m Höhe Mischwald mit *Quercus*, *Ilex*, *Ulmus*, *Platanus*, *Ostrya*, *Carpinus Duinensis*, auch *Pirus communis*, *Fraxinus excelsior* u. a. folgt, oft bis in eine Höhe von 750—900 m, wo *Abies* u. a. Arten einsetzen. LEO-ANDERLIND (1884) gibt bei der Vegetation Griechenlands ebenfalls *Fraxinus excelsior* an, wie auch *F. ornus*, *Populus alba*, *P. nigra*, *P. italica* und *P. tremula*, *Ulmus campestris* und *U. suberosa*, *Tilia grandifolia* und *parvifolia*, *Acer creticum*, *A. Reginae*, *A. Amaliae*, *A. platanooides* und *Heldreichii*, *Carpinus Duinensis*, *Ostrya carpinifolia*, *Alnus glutinosa*, *Arbutus Andrachne* und *Unedo* (beide Arten in der immergrünen Region bis zu 1000 m Höhe).

Die Südgrenze von *Fraxinus excelsior* ist in Italien schwerer zu ziehen, da diese Eschenart hier von anderen Eschenarten schwer zu unterscheiden ist. STROBL (1884, S. 524) verweist hinsichtlich der Verschiedenheiten zwischen *Fraxinus excelsior* und *F. rostrata* auf seine »Flora des Etna«. In der Gegend von Verona ist *F. excelsior* auf dem Monte Baldo zwischen dem Crocetta-Pass und dem Testa-Hochplateau (900—696 m) zu finden, ebenso in Strauchform bei Santuario della Corona (774 m). »Auch einzeln in den Niederwäldern von Peri, auf den Lessinerbergen (149—900 m) kommt die Esche vor, und auf dem

Monte Pastello (1200 m) wurde sie, gleichfalls strauchartig, von Prof. A. MANGANOTTI beobachtet.»¹

CASALI (1899, S. 258—283) zählt in systematischer Ordnung 361 Gefäßpflanzen von Emilien auf nebst Standort und Blütezeit. Hinsichtlich der Esche heisst es S. 275: »*Fraxinus excelsior* L. — Talora spontaneo nei boschi del piano e del monte. Tra Rivalta e Montecavolo, Brescello. Marzo, Aprile.»

Auf der Pyrenäischen Halbinsel verläuft die Südgrenze der Esche über die spanischen Pyrenäen und die Kantabrische und Asturische Gebirgskette nach dem mittleren Galicien bis zum Atlantischen Ozean. Mitteleuropäische Elemente dringen bei Picos in Kantabrien vor, mit Bäumen wie *Acer campestre*, *Alnus glutinosa*, *Corylus avellana*, *Fagus silvatica*, *Fraxinus excelsior*, *Populus nigra* u. a. (BARBEY-GAMPERT, 1920). In älteren Arbeiten ist das Vorkommen von *Fraxinus excelsior* auf der Iberischen Halbinsel bestritten worden.

Die Höhengrenze. Die Esche erreicht natürlich auf verschiedenen Breitengraden verschiedene Meereshöhe. An ihrer Nordgrenze ist sie auf das niedrige Gelände am Meeresstrand, oder auf die Fluss- und Seeufer und die Ränder von Mooren angewiesen, wo Wasser abrinnt.

Die folgende Zusammenstellung gibt eine Übersicht über die Höhengrenze auf verschiedenen Eschenlokalitäten. Vgl. CAJANDER 1917, S. 621.

Finnland	{ Åland 20 m	Karpaten 800 m
	{ Sattula (Tavastehus) . . . 125 »	Südtirol 1100 »
	{ Tiirismaa (Lahti) 100 »	Mittlere Schweiz . . 1150 »
Schweden (Dalekarlien) 100 »	Ostalpen 1200 »
England 300 »	Berner Alpen . . . 1350 »
Norwegen 470 »	Transkaukasien . . 1800 »
Erzgebirge 650 »	

Die Höhengrenze hängt von einer Reihe von Faktoren ab. Dafür liegen aus den Balkanländern Zahlen von verschiedenen Orten vor mit Angaben über Exposition und Neigungsverhältnisse. Nach ADAMOVIĆ (1909, S. 444—445) ist in der folgenden Tab. 1 die Höhengrenze von *F. excelsior*, verglichen mit der von *Acer campestre* und *Populus tremula* für eine Reihe von Bergen auf dem Balkan wiedergegeben.

In Gebirgsgegenden ist die Höhengrenze verhältnismässig scharf ausgeprägt. Aus den folgenden Angaben (Tab. 1) ersieht man, dass *F. excelsior* ihre höchste Höhengrenze mit 1450 m auf den südwestlichen Abhängen des Rhodope-Gebirges erreicht. Abgesehen von anderen lokalen Faktoren ist zu beachten, dass das Rhodope-Gebirge von den genannten Stellen am süd-

¹ Ref. in Beihefte zum Bot. Centralbl. 1892, S. 336.

Tabelle 1. Höhengrenze von *Fraxinus excelsior*, *Acer campestre* und *Populus tremula* auf dem Balkan.

Stelle	Fraxinus excelsior			Acer campestre			Populus tremula		
	Neigung nach	Höhe in m	Anzahl der Messungen	Neigung nach	Höhe in m	Anzahl der Messungen	Neigung nach	Höhe in m	Anzahl der Messungen
Golija Planina									
N. Br. 43° 20'									
(1931 m Gipfelh.)	SE	1300	2						
»	SW	1300	2						
Kopaonik									
N. Br. 43° 20'									
(2161 m Gipfelh.)	NW	1350	3	NW	1300	2	NW	1400	1
»	SW	1350	1	SW	1400	3	SW	1500	1
Suva Planina									
N. Br. 43° 12'									
(1822 m Gipfelh.)	SE	1350	3	SE	1400	2			
»	SW	1400	2	SW	1450	3			
Stara Planina									
N. Br. 43° 15'									
(1962 m Gipfelh.)	W	1300	1	W	1350	2			
»	SW	1350	2	SW	1400	3	SW	1500	1
Balkan									
N. Br. ca. 42° 45'									
(2279 m Gipfelh.)	N	1300	2	N	1350	2			
»	SW	1350	1	SW	1450	3			
Rila Planina									
N. Br. 42° 15'									
(2699 m Gipfelh.)	NW	1350	2	NW	1300	2			
»	N	1350	1				N	1450	1
»	SW	1300	1						
Rhodope									
N. Br. 41° 30'—42°									
(2681 m Gipfelh.)									
Westen	NW	1400	2	NW	1350	2			
»	SW	1450	2	SW	1500	1			

lichsten liegt und dem Ägäischen Meere zugewandt ist, wo sich der klimatische Einfluss des Mittelmeeres geltend macht. Im übrigen scheint aus den Höhenzahlen hervorzugehen, dass *Acer campestre* ca. 50 m, *Populus tremula* 100—150 m höher als *Fraxinus excelsior* geht.

II. Die Wuchsform der Esche.

Die Dimensionen der Esche.

CAJANDER (1917, S. 623) gibt an, dass die Esche in Mitteleuropa im Alter von 20—40 Jahren einen Jahreslängenzuwachs von ca. 0.5 m habe, und erwähnt nach KAIRAMO eine 95 cm dicke Esche in Kivimaa (Boda), eine 80 cm dicke Esche in Helsingē und eine 55 cm dicke Esche in Valkeala, sowie nach SIVERS, dass die Esche in Südlivland eine Höhe von 40 m und einen Umfang von 2 m erreiche. Nach CAJANDER wird die Esche in Dänemark 170 cm dick. In der Normandie wurde eine Esche festgestellt mit 4,34 m Umfang in 1 m Höhe über dem Boden, und in England kommen Eschen vor, die einen Umfang von 18 m am Boden aufweisen. (Vgl. auch The Glasgow Naturalist, Vol. III, Nr. 4, S. 106.) In Schweden sollen sich 29 Exx. grosse Eschen, die einen Umfang von 500 cm in Brusthöhe zeigen, vorfinden (nach »Luonnon Ystäv» 1941, S. 65, referiert).

Auf dem Hofe des Marinemuseums in Stockholm mass ich 1932 einige grössere Eschen. Eine alte, kurze, knorrige Esche hatte ca. 4 m Umfang in Brusthöhe. Eine andere Esche, die in der Nähe an einem Felsenhang wuchs, zeigte 2 m Umfang in Brusthöhe und einen 7 m langen geraden Stamm unter der verzweigten Krone; eine andere Esche hatte einen Durchmesser von 1 m und einen fast 9 m langen geraden Stamm unter der Krone. Freistehende Eschen sind gewöhnlich dicker, kürzer und verzweigter als die im Walde wachsenden. Auf Åland habe ich ca. 12—14 m hohe Eschen mit einem Brusthöhenumfang von 2,42 m (Jomala, Tomtén, angepflanzt), 2,47 m (Grillskär, Lemland), 2,51 m (Orrskär, Vårdö) und 2,80 m (Lorven, Vårdö) gefunden.

Solche dicken Eschen bekommen leicht braunes Kernholz oder Kernfäule. Ihr Alter ist von mir auf 300 Jahre geschätzt worden, aber sie können noch älter sein. Am grössten ist der Dickenzuwachs der Jahresringe im Alter von

Standort	Alter Jahre	Höhe m	Brusthö- hendurch- messer cm	Mitteldicke der Jahres- ringe mm
Jakobstad (angepflanzt neben Kartoffelland auf einem Hofplatz) . . .	40	11	28	3.5
Ramsholm, Åland	192	—	46	1.2
Svartsmara, »	71	20	24	1.7
Torp, Eckerö »	32	15	17	2.66 (3—6)
Kiiskinkylä, Hogland	—	18	50	2.0
Löparö, Sibbo, Südfinnland	40	14	34.2	4.2
Storskov, Dänemark	30	14	23	3.4
Oberwald, Karlsruhe	42	19	19	2.8
Flüelen, Schweiz	37	12	15.4	2.1

20—70 Jahren, nach 200 Jahren ist die Bildung der Jahresringe so schwach, dass die Zählung erschwert oder ganz unmöglich wird (Südfinnland). Die Maximalhöhe ist auf Åland 20 m. Eschen mit 18—20 m Höhe können im Walde auf Åland einen Durchmesser von 40 cm haben.

Ausser diesen Höchstleistungen sind in der Übersicht S. 15 einige Stichproben von verschiedenen Standorten mit teils besserem, teils schlechterem Zuwachs gegeben.

Auf Grund des verschiedenen Alters der hier erwähnten Eschenexemplare wird das Mittel der Jahresringe der Eschen bei Ramsholm und Svarts-mara unverhältnismässig klein. 3—4 mm dicke Jahresringe wären bei jüngeren Eschen bei rationeller Pflege das Normale. Die Zahlen in Klammern (3—6) für Torp geben die Jahresringe an, die nach Trockenlegung und Freilegung der Eschen auf dem betreffenden Standort festgestellt wurden. Der angepflanzte Baum in Jakobstad, Skepparegatan 10, wächst gut und trug 1939 so reichlich Früchte, dass sich in dem umgebenden Kartoffelfeld massenhaft Keimpflanzen fanden. Der gute Zuwachs auf Löparö beruhte darauf, dass der Baum als Stockausschlag von alter Wurzel mit grosser Kapazität von Anfang an ein gutes Wachstum hatte.

Eschen, die an geschützten Stellen erwachsen sind, zeigen eine hohe, aufwärtsstrebende Wuchsform.

Der Stamm wird in seiner Entwicklung durch drei Phasen gekennzeichnet: raschen Längenzuwachs, Erweiterung des Kronenkegels und langsames Nachlassen des Wachstums, das durch Astreinigung und Gipfelschäden gekennzeichnet wird. Diese Phasen können jedoch in hohem Grade durch innere und äussere Faktoren beschleunigt oder verzögert werden. Genetisch verschiedener Natur sind offenbar einige abweichende Eschenwuchsformen: *F. excelsior* f. *spectabilis* und *F. excelsior* f. *pendula* (LINGELSHEIM, 1907, S. 8).¹

In den Grenzgebieten ihrer Verbreitung, besonders im Norden und Osten sowie in den Gebirgsgegenden an der Höhengrenze, findet man Eschen, die in ihrer Wuchsform von der im eigentlichen Verbreitungsgebiet herrschenden abweichen. Diese in den Grenzgebieten vorkommende Esche hat im allgemei-

¹ In bezug auf die Chromosomenzahl ist *Fraxinus excelsior* von SAX und ABBE (1932) untersucht worden. Da die Esche erst im Alter von 16—20 Jahren (meist später) Früchte bildet, ist das Zeitintervall zwischen der Fruchtbildung zweier verschiedener Generationen zu gross, um Kreuzungsexperimente zur Feststellung der genetischen Konstitution zu ermöglichen. Man hat sich in der Praxis in erster Linie auf die Feststellung der 2n- und n-Zahl in den Wurzelspitzen und in den Befruchtungsorganen zu beschränken. Daher soll hier vornehmlich der Umwelteinfluss behandelt werden. Nur wenn die äusseren Faktoren gleich sind, können bei ungleichen Individuen die verschiedenartigen Züge abweichender genetischer Konstitution zugeschrieben und auf indirektem Wege Schlüsse gezogen werden.

nen eine geringere Höhe und breitere Wuchsform sowie teilweise einen struppigeren und verzweigteren Kronenkegel (Abb. 1). Der Gedanke an den umgestaltenden Einfluss des Klimas liegt hier am nächsten, wenn natürlich auch die Bodenbeschaffenheit, die Vegetation der Umgebung u. a. Umstände mitspielen können. Daher muss die Esche in verschiedenem Klima, auf verschiedenen Böden und in verschiedenartiger Begleitvegetation untersucht werden. Wenn sie so unter bestimmte Bedingungen gestellt wird und man dabei einmal den einen, dann den anderen Faktor variieren lässt, kann man die Einwirkung des jeweiligen Faktors beobachten und somit die Formen erklären, unter denen die Art auftritt. Hierdurch wird auch der Einfluss der verschiedenen äusseren Faktoren auf die Stoffproduktion beleuchtet.

Im folgenden sollen die äusseren Faktoren behandelt werden. *Sie verursachen nicht allein verschiedene Standortsmodifikationen der Esche, sondern bewirken auch in gewissen Fällen eine Umwandlung der ganzen Eschenlandschaft.*

1. Die Klimafaktoren.

A. Der Lichtfaktor.

DAS LICHT ALS HAUPTFAKTOR.

1. Das Längenwachstum. BADOUX (1898 a, S. 36) fand bei Beleuchtungsversuchen, die er 1893—97 im Versuchsgarten bei Adlisberg mit 11 Holzarten ausführte, dass die Linde und die Hainbuche bei voller Beleuchtung etwas kleinere Wuchsform hat als im Schatten. Bei verschiedenem Beschattungsgrad zeigten sich nur ganz geringe Unterschiede, »während bei Buche und Esche eine stetige Zunahme der Höhe vom dunkelsten Grade bis zur vollen Beleuchtung zu konstatieren« war. Hinsichtlich der Esche ist diese Behauptung meines Erachtens nicht zutreffend.

Bezüglich des Lichtbedürfnisses wird *Fraxinus excelsior* in erwachsenem Zustand mit Recht zu den lichtliebenden Holzarten gerechnet. Die jungen Eschen im Alter von 1—10 Jahren wachsen jedoch gut in mässiger Beschattung, wie die hie und da vorkommende natürliche Verjüngung der Esche auf Laubwiesen zeigt. Wie wir später sehen werden, eignet sich die Esche infolge ihres Blattbaues gut für gemischten Bestand.

1933 hatte ich Gelegenheit in Marienlyst (Südseeland, Dänemark) eine schöne kleine Buchenpflanzung zu sehen. Zwischen den Jungbuchen von ca. 4 m Höhe waren durch natürliche Verjüngung Eschen aufgekommen; bei meinem Besuch (12. VII. 1933) hatten diese 12-jährigen Eschen das Kronengewölbe der Anpflanzung durchbrochen, so dass die Eschengipfel die Buchen $\frac{1}{2}$ m überragten. Das Licht unter dem Laubwerk war gedämpft, doch wuch-

sen auf dem der Sonne zugewandten Abhang mit 5 Grad Neigung Krautpflanzen. Das Substrat der Esche hatte hier folgende Beschaffenheit (Tab. 2).

Tabelle 2. Das Substrat der Esche bei Marienlyst (Dänemark).

Bodenart	Korngrösse mm	Tiefe cm	pH-Wert
Ausgewaschener Sand u. Humus	0.5	0—10	5.3
Humus, Sand	0.2	10—20	5.3
Sand	0.2	20—30	5.4
»	0.2	30—40	5.5
Kalkmoräne	0.2	40—50	7.3
» aufbrausend	0.2	50—60	8.0
» »	0.2	60—70	8.2

Wie Tab. 2 zeigt, war der Boden kalkhaltige Moräne mit Sand und Humuspartikeln. Die Eschenwurzeln drangen nur bis in 40—50 cm Tiefe, wo eine günstige Bodenreaktion (das pH-Optimum der Esche = 6.3—6.5; s. S. 157) herrschte.

Das rasche Höhenwachstum war wohl in erster Linie dem guten Boden, dann auch dem gedämpften Licht zuzuschreiben.

Um die zusammenwirkenden Faktoren *gesondert* beobachten zu können, wurden von mir in einem Eschenhain auf Ramsholm (Åland) genaue Untersuchungen mit 4—5 Jahren Zwischenzeit ausgeführt. Dieser Hain war 1926 als Naturschutzgebiet eingefriedigt worden, worauf sofort im folgenden Jahre reichlich Verjüngung eintrat. Die Untersuchungen wurden ausgeführt:

- a) an einer Stelle *unter Erlenschirm*,
- b) an einer Stelle *im freien Tageslicht*.

Bei meinem ersten Besuch (1927) wuchsen dort Kräuter und Eschenpflanzen. Vier Jahre später (10. VI. 1931) stellte ich fest, dass *Fraxinus excelsior* auf diesen geeigneten Standorten ziemlich rasch wuchs. Im Alter von 5 Jahren hatten die Eschen auf Ramsholm sehr verschiedene Höhe, wie aus Tab. 3 a ersichtlich ist.

a) An der Stelle *unter Erlenschirm* am Westufer der geschützten offenen Wasserfläche Buröfjärden waren die Eschen hoch. Die Mittelhöhe von 5 Messungen war 115 cm für 5 Jahre, doch betrugen die Jahresringe nur 1 mm.

b) An der Stelle *im freien Tageslicht* auf abgeholzter Fläche fanden sich auf 1 m² 62 Pflanzen in einer Höhe von ca. 30 cm.

Auf den offenen Laubwiesen *im freien Tageslicht* waren also die Eschenschösslinge nur 1/4 so lang (aber dicker) als die gleich alten Schösslinge *unter Erlenschirm*. Wahrscheinlich ist dies zum Teil dem Boden zuzuschreiben, denn die zahlreichen Partikeln organischer Stoffe trugen zur Verbesserung und Durchlüftung des Bodens *unter dem Erlenschirm* bei. Die dichte Stellung der Esche verringerte auch das Wurzelgebiet bei den *im freien Tageslicht* wachsenden Eschen.

Tabelle 3a. Zuwachs der Eschenschösslinge auf Ramsholm (Åland).

a) Stelle <i>unter Erlenschirm</i> . Länge des Höhentriebes in cm											Ins- ge- samt	b) Stelle <i>im freien Tageslicht</i> . Länge des Höhentriebes in cm											Ins- ge- samt
1927	28	29	30	31	32	33	34	35	1936	27		28	29	30	31	32	33	34	35	1936			
					28	33	37	22	52	58		3	7	5	6	15	32	40	49	46	34	237	
						38	42	48	59	38		4	5	6	4	12	30	27	26	34	44	192	
						40	41	45	56	21		3	4	3	8	10	7	36	30	35	27	163	
						43	46	48	56	9		3	3	4	7	6	35	37	31	44	43	213	
						34	32	47	52	58		2	3	3	6	7	40	42	44	41	47	235	
						32	42	57	67	45													
						34	27	32	45	34													
					23	16	25	21	30	30													
						21	34	36	44	34													
						23	28	29	44	34													
14	16	18	20	24	26	29	33	44	16	240													
20	20	21	10	42	50	45	48	64	30	350													
15	29	19	20	43	60	42	45	54	32	359													
14	15	17	20	39	55	34	32	45	30	301													
19	20	20	30	51	58	42	40	48	34	362													
Mittel	16.4	20.0	19.0	20.0	35.7	37.5	36.4	38.7	50.7	33.5	322.0 (= 3.22 m)	3.0	4.4	4.2	6.2	15.6	28.8	36.4	36.0	40.0	39.0	208.0 (= 2.08 m)	

Tabelle 3b. Grösste Schneehöhe, Temperatur und Niederschlag bei Mariehamn, nach der Meteorologischen Zentralanstalt in Helsingfors.

Jahre	Grösste Schneehöhe cm	V		VI		VII		VIII		IX	
		Temp. C°	Niedersch. mm	Temp. C°	Niedersch. mm	Temp. C°	Niedersch. mm	Temp. C°	Niedersch. mm	Temp. C°	Niedersch. mm
1926	49										
1927	27	5.0	61	10.8	37	18.8	58	17.1	105	11.0	102
1928	29	6.7	42	9.1	52	13.0	44	13.0	107	10.5	33
1929	47	7.4	59	10.9	23	13.6	72	13.9	57	10.7	53
1930	14	9.7	42	13.7	50	17.8	32	15.8	188	9.2	65
1931	77	8.4	46	10.2	18	14.6	63	14.7	46	7.9	120
1932	30	7.7	82	10.8	71	17.4	25	15.1	55	11.1	91
1933	27	7.4	45	14.4	5	17.0	55	14.8	19	11.2	60
1934	17	9.8	30	13.0	25	15.4	96	16.6	57	14.5	45
1935	20	6.2	24	13.2	34	15.8	28	14.3	57	11.1	80
1936	23	8.9	41	16.3	29	17.8	43	15.9	95	9.9	93
Mittel	32.7	7.7°	47.2	12.2°	34.4	16.1°	51.6	15.1°	78.6	10.7°	74.2

Eine leichte Durchforstung des Erlenschirmes war im Frühling ein Jahr vor meinem dritten Besuch (4.—5. VII. 1936) vorgenommen worden. Zwecks Vergleichung wurde eine Reihe von Schösslingen an beiden Stellen (unter Erlenschirm und im freien Tageslicht) gemessen. Die Ergebnisse, die den Zuwachs vor und nach der Durchforstung des *Erlenschirmes* 1935 sowie im *freien Tageslicht* zeigen, sind in Tab. 3a angegeben.

Tab. 3a zeigt somit, dass:

a) *unter dem Erlenschirm* die 10-jährigen Jungeschen (fast wie Palisaden dicht stehend) von wechselnder Höhe sind (im Mittel für 5 Bäume 3.22 m).

b) *im freien Tageslicht* gleich alte (und gleich dicht stehende) Jungeschen bedeutend niedriger sind (für 5 Bäume im Mittel nur 2.08 m).

*Die Mittellänge der Schattenpflanzen verhielt sich zu derjenigen der Sonnenpflanzen wie 13:8 oder wie 155:100. Schon ohne Messung fiel übrigens auf, dass die Eschen unter dem Erlenschirm einen höheren Jungbestand als im freien Tageslicht dicht daneben bildeten.*¹

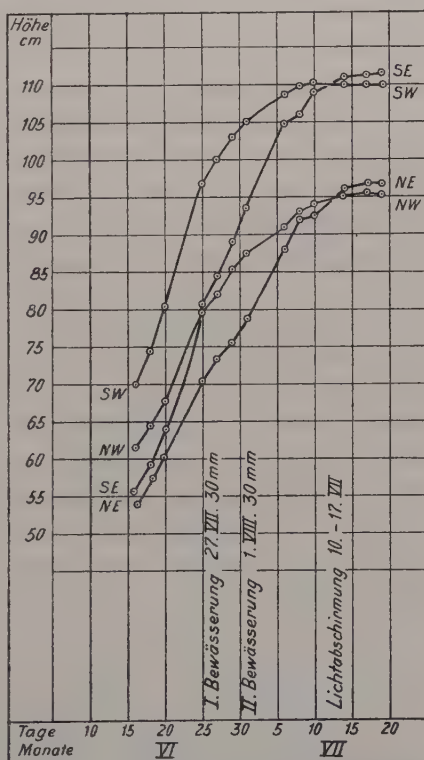
Es wäre sehr wohl denkbar, dass dieser verschieden starke Zuwachs nicht eine direkte Folge verschieden grosser Lichtmenge ist, sondern dass die ungleichmässige Lichtmenge verschiedenartig auf den Boden einwirkt, so dass die Nahrungsbereitung ungleich wird. [Die Ergebnisse von BORNEBUSCHS (1923, S. 130) Versuchen mit Reisigbedeckung sprechen dafür.] Wo auf Ramsholm der Erlenschirm unberührt war, hatten die Jungeschen 1/15 des Tageslichtes, wo der Schirm gelichtet war, 1/5 zu Verfügung, während die Jungeschen ohne Erlenschirm das ganze Tageslicht hatten. Auffallend ist, wie aus Tab. 3a hervorgeht, dass die Schösslinge nach der Durchforstung des Erlenschirmes im Frühjahr 1935 bedeutend länger als früher wurden, während die Jungeschen im freien Tageslicht in demselben Jahre keinen Unterschied im Höhenzuwachs aufwiesen. Dies kann keine Folge der Nahrungsveränderung im Boden während des letzten Jahres sein, sondern muss im Zusammenhang mit

¹ Auch in anderer Hinsicht waren die Schatten- und Sonnenpflanzen verschieden. Die Sonnenpflanzen zeigten durchgehends Blattverschiebungen, so dass die Internodien *an der Sonnenseite kürzer als an der Schattenseite* waren, und zwar im Verhältnis 9 : 10. Die Längen- und Breitenmasse des Blattes waren ebenso wie die Länge der Sprosse und die der Internodien kleiner. Ausserdem war die Sonnenpflanze (infolge vor Licht schützenden Anthocyanins ?) im Stamm und in den Blattstielen intensiv braun. Die stark glänzenden Oberseiten der Eschenblätter waren ebenso wie die einzelnen Fiederblättchen infolge der aufwärtsgerichteten Stellung der Fiederblättchen zum Schutz gegen das einfallende Licht rinnenförmig. Diese rinnenförmige Stellung der Fiederblättchen möchte ich daher (ebenso wie die Anthocyaninbildung) als einen Indikator für das Lichtmass über das für die Esche an diesem Standort optimale betrachten. Die Pflanzen zeigten damit die Fähigkeit an, sich dem vollen Sonnenlicht zu entziehen. Bei den grossblättrigen Schattenpflanzen der Esche unter dem Erlenschirm fehlten diese Charakteristika (Profilstellung und Braunfärbung).

der verschiedenartigen direkten Einwirkung des Lichtes auf die Jungesche stehen. Dieser Sachverhalt könnte scheinbar im Widerspruch mit der oben erwähnten Tatsache stehen, dass die Pflanzen unter Schirm höher geworden sind als im freien Licht. Die Sache verhält sich jedoch offenbar so, dass eine Lichtmenge von $1/5$ (nach der Durchforstung) in höherem Grade den Zuwachs fördert als eine Lichtmenge von nur $1/15$, während volles Tageslicht weniger vorteilhaft ist. Wir dürfen also die Ursache des verschieden starken Höhenzuwachses im Schatten und auf offenen Stellen in der verschiedenartigen direkten Einwirkung des Lichtes sehen.

Um eine eindeutige Antwort auf die Frage nach der Wirkung des Sonnenlichtes auf den Höhenzuwachs der Esche zu erhalten, nahm ich im Botanischen Garten der Universität Helsingfors eine Überschirmung von zwei von vier, in freiem Licht wachsenden, gleich hohen Eschenschösslingen *aus einer und derselben Wurzel* vor. Das Resultat geht aus den vier Kurven für die vier Höhentriebe in Diagr. 1 hervor. Die beiden Schösslinge, die den mit SW und NW bezeichneten Kurven links entsprechen, beendeten ihr Höhenwachstum am 10. VII. 1936 (in Diagr. 1 mit gleichmässigen Krümmungen); sie waren nicht umhüllt. Die Kurven SE und NE beziehen sich auf zwei Schösslinge, die an der Spitze mit schwarzem Seidenpapier umhüllt waren (10. VII.—17. VII. 1936), so dass nur $1/12$ des vollen Tageslichtes eindringen konnte. In Diagr. 1 schneiden sich die Kurven beider Paare, denn die Kurven NE und SE zeigen für die Zeit vom 10. VII.—17. VII., d. h. während der Umhüllung, ein plötzliches Ansteigen des Zuwachses. Die Erbanlage und die Ernährung waren bei diesen vier Schösslingen die gleichen, nur der Lichtfaktor (sowie die Luftfeuchtigkeit) war verschieden.

Die Versuche im Botanischen Garten in Helsingfors zeigten, dass *Fraxinus excelsior* gedämpftes Licht gut erträgt. Die Jungesche scheint



Diagr. 1. Höhenzuwachs der Schösslinge, Botanischer Garten, Helsingfors, 1936. Erklärung im Text.

auf derartige Lebensverhältnisse direkt abgestimmt zu sein. So wie die Eschen auf Ramsholm im Schatten der Schwarzerlen starke Streckung aufwiesen, tritt immer bei den jungen Schösslingen unter Schirm ein starker Höhenzuwachs ein. LUNDEGÅRDH (1925, S. 28) fasst dies als deutliche, an stärkere phototropische Reizung erinnernde Erscheinung auf, die von fundamentaler Bedeutung für die grünen Pflanzen ist, da sie sonst infolge von Lichtmangel in der tieferen Untervegetation und in den Bodenspalten zugrunde gehen müssten. Das phototropisch bedingte Streben nach hoher Wuchsform bei der Esche scheint sich umso mehr geltend zu machen, je mehr sich die Beleuchtung an der betreffenden Stelle nach dem Lichtminimum für die Art verändert.

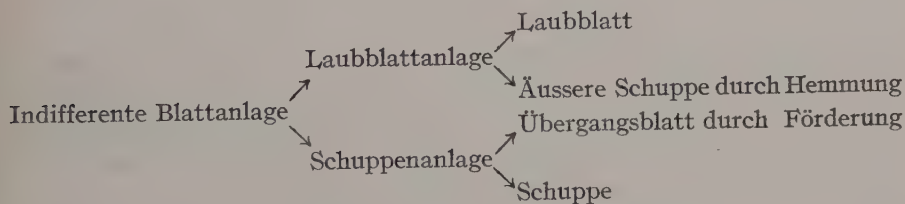
Bei *Fraxinus excelsior* strebt wie bei den anderen Bäumen der Hauptschössling aufwärts, soweit nicht etwa überschattende Pflanzen ihn zwingen, schräg gegen das Licht zu wachsen. Die Wuchsform ist von Anfang an gerade, mit starkem Höhentrieb und wenigen, verhältnismässig schwachen gegenständigen Seitenzweigen. Wenn die Jungesche oft Zwieselform hat, so beruht dies darauf, dass der Höhentrieb leicht erfriert oder die Knospen durch Insekten oder Verbiss beschädigt werden (WAHLGREN, 1914). In dichten Beständen bildet sich ein langer, am unteren Ende astfreier, gutwüchsiger Stamm, der in dieser Beziehung sogar die Buche übertrifft. In freier Stellung entwickelt sich dagegen ein meist in einige wenige starke Äste verzweigter Stamm mit einer weiten Krone. Alte Eschen können noch nahe an der Nordgrenze eine bedeutende Höhe und Dicke erreichen.

Ausserhalb Finnlands kommt die Esche an manchen Stellen so gut fort, dass sie hohe Erträge liefert. Es ist daher auch aus wirtschaftlichen Gründen von grossem Interesse zu untersuchen, wie gross die Plastizität der Esche auf den verschiedenen Standorten ist.

2. Die Sprossbildung. Die axillaren, paarweise in kreuzförmiger Stellung entstandenen Knospen werden gleichzeitig mit der Entwicklung der Blätter am Spross angelegt. An der Südgrenze der Esche und in den Vorgebirgen der Alpen geschieht dies meist im April, an der Nordgrenze in Südfinnland im Juni. Schon wenn die Blätter zur Hälfte entwickelt sind, erscheinen die Knospen in der Blattachsel. Sie wachsen im Verlaufe des Sommers, so dass sie bei der Entlaubung im Herbst wie abgerundete Kegel die Stelle oberhalb der Blattnarbe ausfüllen. ARESCHOUG (1875—76) erwähnt, dass mehrere Knospen in der Blattachsel bei *Amygdalus nana* (nebeneinander), bei *Daphne*, *Cornus mascula*, *Fraxinus excelsior* (übereinander) vorkommen. Bei sehr kräftigen Eschentrieben können sich in Südfinnland sogar drei Knospen dicht übereinander bilden, eine grössere (4 mm hoch) zuoberst und eine oder zwei kleinere (2—3 mm hoch) dicht unterhalb der ersten, aber nicht immer sicht-

bar, da der Blattgrund sie leicht bedeckt. Die grössere kann ausnahmsweise bei starkem Wachstum in Südfinnland in demselben Jahr austreiben. Durch Abschneiden der Spitze in frühem Stadium während des schnellen Wachstums im Frühjahr habe ich diese Knospen experimentell ausgetrieben. Nach der Überwinterung sind die seitenständigen Schattenknospen noch recht klein, in einzelnen Fällen kaum 2—3 mm lang, und beim Anschwellen im Frühjahr fast *hohl*, da die Knospenschuppen sich ausdehnen. Die kleinsten, mehr basal gelegenen treiben gar nicht aus, wenn nicht die Spitze des Sprosses zufällig abgebrochen wird. Die peripherisch gelegenen Knospen im Kronenkegel sind beim Austreiben begünstigt. Dies hat zur Folge, dass bei *Fraxinus excelsior* f. *pendula* die »inneren« Knospen sich am besten entwickeln, weil sie beim Herabneigen der Zweige in die Peripherie der Krone geraten.

Die Terminalknospen bilden sich in stärkerem Licht und haben grösseren Umfang; sie sind 10—15 mm lang, sowohl dem Inhalt wie auch der Bekleidung nach gefüllter und von sechs dicken schuppenförmigen, kreuzweise gegenständigen Niederblättern geschützt. In den meisten Fällen ist deutlich wahrzunehmen, dass von den sechs Niederblättern das fünfte und sechste von der Basis an gerechnet an ihrem oberen Ende in Zwergform eine verkümmerte Blattspreite aufweisen mit drei Paar Fiederblättchen und einem siebenten, ebenso kleinen Spitzenblatt als Übergangsform zu den gewöhnlichen Laubblättern. Solche Blätter sollen Hemmungsbildungen sein (BRICK, 1913). Bei *Fraxinus excelsior* verhält es sich meines Erachtens ähnlich wie bei *Acer* in bezug auf die Bildung der Knospenblätter. Für *Acer pseudoplatanus* gibt SCHÜEPP (1929, S. 788) folgendes Entwicklungsschema der Blätter:



Die Niederblätter bei den Knospen der Esche haben ein dickwandiges Speichergewebe; ein ähnliches Gewebe kommt an der Befestigungsbasis der Knospen vor.

Die Nieder- und die Laubblätter haben nur kurze Zeit eine gleichartige Entwicklung. Da der Spross durch das rasche Wachstum des Gewebes bald gestreckt wird, saugen die Gefässbündel, die zu den oberen Blättern führen, mehr Wasser und Nahrung aus der Zone der Niederblätter. Diese beginnen dann zu schrumpfen, so dass sie an der Basis brechen und während der Entwicklung des Sprosses bei Wind abfallen. Die im Markteil des Zweiges vor-

handenen Stärkereserven werden ebenfalls im Frühjahr verbraucht (SCHAAR, 1890, S. 299).

Die an den Niederblättern auftretenden schwarzen Trichombildungen entstehen jede aus ihrer eigenen, durch stärkeres Höhenwachstum gekennzeichneten Epidermiszelle. Die Schaftzelle selbst ist farblos (MÖBIUS, 1920). Die Bedeutung der tiefschwarzen Färbung der Knospen ist verschieden erklärt worden (LINGELSHEIM, 1907, S. 6). Wahrscheinlich schützt die schwarze Farbe, die genetisch bedingt ist, die Knospe gegen allzu starkes Licht.

3. Störungen in der Blattstellung am Spross. Eine bemerkenswerte Störung in der Blattstellung bei gewissen Sprossen sei hier besprochen. Durch verschiedenartige Beschädigungen können grössere oder kleinere Teile des Zweigwerkes der Esche entfernt werden und der Nahrungsstrom verteilt sich dann auf die übrig bleibenden Knospen oder führt zur Ausbildung von Sprossen aus dem Callusgewebe des Kambiums. Die Blätterpaare, die kreuzweise gegenständig sind, können nun bei starkem Zuwachs in 3-blättrige Kranzstellung übergehen. Der Winkel zwischen den Blättern eines »Kranzes« ist dann nicht $360^\circ: 2 = 180^\circ$, sondern $360^\circ: 3 = 120^\circ$. Die Blätter sowohl des 2- wie des 3-blättrigen »Kranzes« können ausserdem so verschoben werden, dass sie in verschiedener Höhe sitzen und über den ganzen Spross oder einen Teil desselben gleichmässig und spiralig verteilt erscheinen.

Insbesondere tritt diese Unregelmässigkeit in den mittleren Partien des Sprosses auf, während die kurzen Internodien an der Basis und an der Spitze des Sprosses keine so grosse Blattverschiebung ermöglichen. RICHARDSON (1904) erwähnt, dass er in einem Eschenbestand an einer sonst normalen Jungesche vier Zweige gefunden habe, die eine ganz regelmässige 2/5-Anordnung der Blätter aufwiesen. Die Winkel zwischen den Blättern werden durch die Drehungen des Sprosses oder des Blattes bei der unstabilen Zuwachslage infolge des Strebens des Blattes nach Licht vergrössert oder vermindert.

Bei *Fraxinus excelsior* f. *pendula* habe ich mehrmals 3-zählige Blattquirle angetroffen. Einmal handelte es sich um einen 5-jährigen Spross, der nach starker Beschneidung entstanden war. Die erhöhte Wuchskraft führt bei den infolge von Verzweigung entstandenen Neusproussen zu gewissen Störungen im phyllotaktischen Gleichgewicht. Die dreiblättrige Kranzstellung scheint durch Teilung des Vegetationspunktes in frühem Stadium in der einen Anlage der zwei gegenständigen Blätter entstanden zu sein, worauf dann die drei Anlagen beim Wachstum eine gleichmässige Lage im Umfang des Sprosses annehmen. Die Sprosse, die aus den drei Blattachsen hervorgehen, werden meist 3-quirlig.

In einzelnen Fällen tritt die Teilung in der Blattanlage später ein, so dass die Spaltung sich nur bis an die Basis des Blattstieles, bis zur Hälfte der Blattspreite erstreckt oder nur die Spitze des Blattes berührt:

Im Park Monrepos bei Viborg hatte ich Gelegenheit, verschiedene Grade der Blattzerteilung zu beobachten. Das betreffende Eschenexemplar war 2 m hoch und stand in beschirmter Stellung. Der wachsende Spross befand sich zufällig in einem Übergangsstadium zwischen Schatten und stärkerem Licht. Wenn das Blatt bis zur Hälfte des Blattstiels gespalten war, so waren die beiden Hälften der Blattspreite (hier im Schatten) schwächer entwickelt, so dass die beiden Hälften nur ein Paar Fiederblättchen (und ausserdem ein unbedeutendes Seitenblättchen an der Aussenseite an der Basis des einen Blättchens) aufwiesen. Die beiden Blatthälften erinnerten dann an Blätter von *Trifolium pratense* oder an die dreiteiligen Blätter bei *Fraxinus excelsior* f. *heterophylla*. Dieselbe Spaltungserscheinung habe ich bei Eschenschösslingen in starkem Licht in Helsingfors gesehen. Die Blatthälften waren hier ziemlich gut symmetrisch mit 8 Fiederblättchen entwickelt.

Die Beispiele zeigen, wie 3-quirlige Blattstellungen bei der Esche durch Spaltung einer Blattanlage entstehen. Erst nach verschiedenen Experimenten und Untersuchung einzelner präparierter Eschenschösslinge gelang es mir, diese in der Natur vorkommenden Abweichungen künstlich hervorzubringen und die Erscheinung als eine Folge der Einwirkung des Lichtfaktors auf die Blattanlagen in der Knospe bei gutem Ernährungszustand (bzw. starker Beschneidung der Krone) zu erklären. Auch bei meinen Kontrolluntersuchungen z. B. mit *Bryophyllum calycinum* (einfache Blätter) haben Beschneidungen 3-fingrige Blätter an der Lichtseite der Pflanzen ergeben. [Die Pflanze (50 cm hoch) reagiert ca. 2—3 Monate nach der Beschneidung an der Basis durch Ausbildung von 3-fingrigen Blättern an der Spitze.]

4. Die Seitensprosse. Die Seitensprosse werden als axillare Knospen angelegt, je nach der Nahrungsmenge in wechselnder Anzahl. Sie entstehen im folgenden Jahre aus der überwinternden, meristemartigen Anlage in Winkelstellung zum Hauptspross. Wenn letzterer unbehindert aufwärts wächst, werden die Seitensprosse schräg seitwärts geführt, so dass sie meist mit dem Hauptspross einen Winkel von ca. 60° bilden (50 Messungen). Eine Winkelabweichung von $\pm 10^\circ$ konnte jedoch in einzelnen Fällen festgestellt werden, so dass der Winkel auch bei Zweigen erster Ordnung 70° oder 50° betragen konnte. Auch wenn die Nahrungsmenge abnorm gross ist, beispielsweise bei Stockausschlag, scheint der Winkel, den die Seitensprosse mit der Hauptachse bilden, aufwärts 60° zu sein. Weshalb der Winkel variiert, soll im folgenden näher erörtert werden.

BARANETZKYS (1904) Untersuchungen über *Fraxinus excelsior* zeigen, dass sich die Seitensprosse in ihren physiologischen Eigenschaften in nichts von dem Höhentrieb des Hauptstammes unterscheiden und dass diese Sprosse nur scheinbar eine physiologische Bilateralität aufweisen. Alle Sprosse sind in gleicher Weise negativ geotropisch und streben in jeder von der vertikalen abweichenden Lage aufwärts. Ausserdem glaubte BARANETZKY, die S-för-

mige Krümmung nach aussen bei den Seitenzweigen erklären zu können. LUNDEGÅRDH (1916, S. 6) hat BARANETZKYS Erklärungen in letzterer Beziehung in Zweifel gezogen (1916, S. 5): »Die jungen Triebe von *Acer*, *Aesculus*, *Fraxinus*, *Sorbus*, *Quercus* u. a. Bäumen krümmen sich in der Natur nicht epinastisch (abwärts) beim Heraustreten aus der Knospe, sondern wachsen entweder in derselben Richtung wie die vorjährigen Sprosssteile fort, oder sie führen sehr bald geotropische (und in schwächerem Grade heliotropische) Bewegungen aus.» LUNDEGÅRDH ist der Meinung, dass diese seine Auffassung mit den Beobachtungen BARANETZKYS besser übereinstimme. Ich habe *Fraxinus excelsior* in dieser Hinsicht einer eingehenden Untersuchung unterzogen und festgestellt, dass *das Blatt, in dessen Achsel die Knospe gleichzeitig mit der Blattentwicklung angelegt worden ist, einen fixierenden Einfluss auf die Knospe ausüben kann*, indem das rasch wachsende Blatt die Knospenspitze in einem Winkel von 60° zum Höhentrieb nach oben biegt und sie auch im späteren Teil des Sommers in dieser Lage festhält, wo der Verholzungsprozess im Haupttrieb kräftiger wird und die basale Umgebung der Knospe befestigt wird. Bei der Entlaubung im Herbst ist also die Knospe mit einem Ausgangswinkel von ca. 60° von der Hauptachse für den Spross des nächsten Jahres fixiert.

Um den fixierenden Einfluss des Blattes und des Verholzungsprozesses im Stamme zu eliminieren, muss die Knospe:

- 1) von dem Druck der Blattachse nach oben befreit,
- 2) schon im gleichen Frühjahr (bevor der Verholzungsprozess im Haupttrieb kräftiger einsetzt und die basale Umgebung der Knospe befestigt wird und das freie Entwicklungsstreben stört) zur Entwicklung und zum Längenwachstum gebracht werden.

Diese beiden Bedingungen wurden durch folgendes Experiment erreicht:

Bei einer jungen Esche wurde der Stamm 15 cm oberhalb des Bodens gekappt. Aus der Stubbe wuchsen im nächsten Jahre 7 kräftige Schösslinge empor. Die meisten von ihnen wurden ca. 1 m lang, und bei dem erhöhten Längenwachstum infolge starken Nahrungsstromes wurden die axillaren Knospen ca. 0.5 cm stamm-aufwärts gehoben. Die zwei oder drei untereinander angelegten Knospen wurden dann vom Druck des unter ihnen sitzenden Blattes befreit.

Ein Teil der axillaren Knospen trieb in demselben Jahre von selbst aus; durch geeignetes Beschneiden konnten andere noch später zum Treiben gebracht werden. In dem dichten Laubwerk, das auf den strauchartig entstandenen Zweigen sich bildete, wurden Öffnungen und Abschirmungen für den freien Lichtzutritt gegen die Stammknospen angelegt und zwar Öffnungen 1) *schräg abwärts*, 2) *nach aussen* und 3) *schräg aufwärts*, um das Licht in diesen Richtungen auf den axillar entsprungenen Spross einfallen zu lassen.

Die Ergebnisse waren folgende:

- 1) Bei der Öffnung *schräg abwärts* wuchs der axillare Spross in derselben Richtung schräg abwärts entgegen seiner sonst negativ geotropischen Natur. Der Winkel mit der Hauptachse konnte bis zu 120° werden. Wenn dann der

Spross in stärkeres Licht gewachsen war, krümmte er sich in scharfem Bogen aufwärts;

2) bei der Öffnung *nach aussen* wuchs der Spross in einem Winkel von 90° nach aussen;

3) bei der Öffnung *schräg aufwärts* wuchs der axillare Spross schräg aufwärts in einem Winkel von 30° .

Wenn kein besonderer Eingriff vorgenommen wurde, wuchsen die axillaren Sprosse unter optimaler Lichtausnutzung, im allgemeinen in einem Winkel von 60° . Im folgenden Jahre wurde der Versuch wiederholt und zwar mit demselben Ergebnis. Die Knospen wurden nur etwas höher, bis zu 1 cm, aus den Blattachseln gehoben.

Bei diesem Versuch mit Zweigen von ein und demselben Eschenindividuum lagen dieselben Erbanlagen vor, der gleiche Boden und fast das gleiche Mikroklima, nur mit Variationen hinsichtlich des Lichtes. Der Versuch zeigte, dass die phototropischen Reaktionen bei der Esche die geotropischen überwiegen. Also ist die Esche in höherem Grade empfindlich für Licht als BARANETZKY und LUNDÉGÅRDH anzunehmen scheinen.

Ohne Zweifel können Blattdrehungen aber auch auf die Fixierung der Knospe und damit auch auf die Ausgangsstellung des Sprosses einwirken. Die grösseren Knospen weisen eine verhältnismässig stärkere Holzverdickung an der betreffenden Stelle des Stammholzes auf, die bei Entfernung der Rinde leicht zu sehen ist. Wenn wir uns die Knospe auf diese Holzverdickung wie auf einen nach aussen konvexen Sattel gesetzt denken, so ist die Knospenanlage nur durch weiche Meristemzellen auf der Unterlage befestigt. *Eine geringe Blattdrehung aufwärts, abwärts oder nach den Seiten kann dann leicht die unbefestigte Knospe dazu bringen, sich in den genannten Richtungen schräg aus dem Sattel zu neigen.* Da das Blatt sich in seinem Streben nach dem Licht nach verschiedener Richtung wendet um die beste Lichtanpassung zu finden, kann die Knospe sich mit dem Blatt etwas drehen, das noch in seinem späteren Wachstum seine Stellung und Befestigung am Stamm durch eine Höckerbildung sichert. Dann tritt Verholzung ein und bei der Entlaubung im Herbst sind die Knospen in ihren einzelnen Ausgangslagen für das nächste Jahr befestigt, in gewöhnlichen Fällen offenbar als Folge der Wuchsrichtung des vorjährigen Blattes. *Wo die beste Lichtanpassung des Blattes während der vorhergehenden Vegetationsperiode erreicht wurde, entwickelt sich im nächsten Jahr die Knospe aus der Achsel des gleichen Blattes.* Aber sobald sich die axillaren Sprosse bei *Fraxinus excelsior* von der durch das Blatt und die früheren Verholzungsprozesse bestimmten Richtung befreit haben, wachsen sie nach dem Licht hin, auch wenn dies der im übrigen negativ geotropischen Richtung des Stammes entgegen geschieht. Da die Zweige aus der Peripherie des Blattwerkes nach dem Lichte hin wachsen, haben sie oft einen langen Umweg abwärts mit Wachstum in gedämpftem Licht zurückzulegen. Wenn sie genügend Licht

erreicht haben, beginnen die oberen, stärker belichteten Seiten im Verhältnis zu den Unterseiten infolge des Einflusses der Sonnenstrahlen langsamer zu wachsen und der Spross wird durch das gesteigerte Wachstum an der Unterseite nach oben gebogen. Dadurch kommt die genannte S-förmige Zweigkrümmung zustande. Das eigene Gewicht der Zweige macht sich übrigens schnell geltend, weil ein verhältnismässig rasch sich entwickelndes Laubwerk an den Spitzen der Zweige schwer auf die anfangs schwachen Holzteile des Zweiges drückt. Der Stammquerschnitt junger Eschensprosse hat ja eine stark abgeplattet ovale Form, und ein solcher abgeplatteter Stammteil wird leichter als ein im Querschnitt runder Spross gebogen. Befestigungsweise und Lage der Blätter stehen mit dem zunehmenden Lichtbedürfnis bei zunehmendem Alter im Zusammenhang. Daher hat *Fraxinus excelsior* (wie auch *Acer pseudoplatanus*) eine lockerere, weniger dicht belaubte Krone als die schattenliebende Buche; bei der Esche und dem Ahorn stehen die Blätter buschig zusammen und drängen sich insbesondere bei älteren Bäumen mehr nach der Peripherie der Krone hin, während die Blätter bei der Buche zerstreut stehen.

Die untersten, am stärksten abwärts gebogenen Zweige bei älteren Eschenindividuen erinnern an die forma *pendula*. Bei *Fraxinus excelsior* f. *pendula* wird das Hängen der Zweige hauptsächlich durch ihre eigene Schwere und den schwachen Bau verursacht. Sie sind schlanker als bei der normalen Form. Histologisch besteht insofern ein Unterschied, als die parenchymatischen Elemente sich üppiger entwickeln und die Bildung des mechanischen Gewebes spät beginnt und langsamer als bei der gewöhnlichen Eschenform verläuft. Dass diese durch ihr eigenes Gewicht herabhängenden Zweige auf das Licht nicht mit einer Aufwärtsbiegung zu reagieren vermögen, ist natürlich.

Bei der Untersuchung der Blätter ist auch die tägliche Reaktion der Jungsprosse in der Richtung nach der Sonne zu beachten. Wahrscheinlich meint LUNDEGÅRDH (1916, S. 5) diese Bewegung, wenn er neben der geotropischen die schwächere heliotropische Bewegung der jungen Triebe erwähnt. Auch diese Erscheinung bei *Fraxinus excelsior* habe ich näher untersucht, da sie ja einen bedeutenden Einfluss auf den Verlauf der Assimilation hat und sich im Drang nach Licht auf beschatteten Standorten äussert. Ich habe die verschiedenen Reaktionsäusserungen bei 27 Jungtrieben, die von gekappten Eschen aufgeschossen waren, untersucht. Da die Wurzel nach der Kappung des Stammes den Sprossen eine übernormale Menge Nahrung zuführt, wachsen sie rasch. Weil dazu noch die geringe Verholzung während des ersten Längenzuwachses kommt, eignen sich die jungen Sprosse gut für die hier in Frage stehenden Untersuchungen, welche die Bedeutung des Lichtes für die Richtung der Sprosse während der Kronenentwicklung und den darauf beruhenden Assimilationsvorgang und Stoffproduktivität klarlegen sollen. Bei gewöhnlichen Eschengipfeln kommt diese Erscheinung nicht vor.

Die ca. $\frac{1}{2}$ —1 m hohen Sprosse zeigen an der Spitze, ca. 8—10 cm von oben, bei wolkenlosem Himmel eine deutliche Biegung nach der Sonne hin. Die Spitzen drehen sich im Laufe des Tages wie der Uhrzeiger von Osten nach Westen. Wenn sich die Sonne 2—3 Stunden hinter Wolken verbirgt oder in der Nacht unter den Horizont sinkt, richten sich die Spitzen auf, um am folgenden Morgen dieselbe Drehung von neuem zu beginnen. Die stärkste gemessene Biegung trat bei einem Spross bei beginnendem Abschluss des Längenzuwachses am 12. Juli um 18 Uhr ein, wo der Radius 4.5 cm und der Bogen ungef. 7 cm betrug. Die oberhalb der Krümmung befindlichen 2—3 Paare entwickelter Blättchen waren an der Oberseite rotbraun und die Blattflächen waren innen wie ein brauner Trichter der Einfallsrichtung der Sonnenstrahlen zugewandt. Die Biegungserscheinung beginnt mit der Entwicklung der Triebe im Frühjahr und hört mit beendetem Längenzuwachs der Sprosse auf. In Südfinnland dauert er von Anfang Juni bis Ende Juli. Da die Internodien in der Mitte des Sprosses gross sind, wird die mittlere Partie biegsam. In den letzten Tagen des Längenzuwachses des Sprosses wird die Biegungsstelle bis zu 4—5 cm unterhalb der Spitze aufwärts verschoben. Die Verholzung der Spitze bildet dann ein Hindernis, so dass (infolge der ovalen Durchschnittsfläche des Sprosses) täglich eine Biegung nur zwischen Osten und Westen ausgeführt wird. Nur die Drehungen und Anpassungen der Blätter nach der Einfallsrichtung des Lichtes gehen später noch in der Spitze vor sich, solange das Blatt braun gefärbt ist.

Wie BLAAUW (1915) durch vergleichende Versuche mit *Phycomyces* und *Helianthus* nachgewiesen hat, sind die Reaktionen bei dem groben, ca. 2 mm dicken *Helianthus*-Hypokotyl langsamer als bei *Phycomyces*. Bei den noch dickeren *Fraxinus*-Sprossen — die ovale Querschnittsfläche ist ungef. 8 mm — erfolgen die Reaktionen in Südfinnland Mitte Juli erst allmählich je nach der Intensität des Sonnenlichtes nach ca. 3 Stunden. Die Bewegungen der jungen Blätter gegen die Sonne gehen dagegen ziemlich rasch vor sich, wie bei der Entfernung der Schirme festgestellt werden konnte.

Bei der Untersuchung der oben beschriebenen Biegungsbewegung der Eschensprosse fiel auf, dass eine besonders starke Biegung am Nachmittag um 18 Uhr eintrat, wo die phototrophische Reizwirkung der Sonne schon bedeutend herabgesetzt war. In gewissem Masse wirkt die Temperatur mit. Da indessen die höchste Temperatur nach JOHANSSONS (1917) Untersuchungen auf Åland um 14 Uhr gemessen wird und die Reaktion bei den beinahe ganz ausgewachsenen Sprossen erst nach ca. 3 Stunden eintritt, erscheint eine fort-dauernde Biegung bei hellem Sonnenlicht noch um 18 Uhr verständlich.

Bei verschiedenen Versuchen zur Analysierung der oben beschriebenen Biegungserscheinung wurden noch einmal Untersuchungen und Experimente mit Abschirmung gegen Sonne, Licht und Wärme vorgenommen. Im folgenden werden nur die Ergebnisse meiner Versuche mitgeteilt.

Die Biegung an den Spitzen der Eschenschösslinge trat ein,

1) wenn die »gegenständigen« Blätter verschieden hoch verschoben waren, und zwar in der Weise, dass eine Krümmung des Hauptsprosses nach der Seite des

höher sitzenden Blattes eintrat; diese Ablenkung ist eine Resultante von Zuwachsbestrebnungen in zwei verschiedenen Richtungen (des Blattes nach der Seite und der Spitze nach oben);

2) als negativ geotropisches Streben, das jedoch durch das phototropische Streben überwunden wurde, wenn das Licht nicht direkt von oben kam. Bei starkem Sonnenschein mit grösserem Längenzuwachs an der Schattenseite des Sprosses war die phototropische Bewegung direkt gegen die Sonne gerichtet (Abb. 2).

Bei diesen Biegungserscheinungen war wohl auch in geringerem Grade die Wirkung der Schwerkraft auf die am Tage stärker transpirierenden Sprosse von Einfluss, so dass sich die Biegung der Spitze nach der Sonnenseite stärker bemerkbar machte.

Die tiefbraunrote Farbe der Spitzenblätter stellt offenbar nicht nur einen Lichtschirm dar, sondern auch ein Mittel, die Wärme aufzuspeichern.

Bei Überdeckung mit einem Lichtschirm verschwand binnen 24—36 Stunden die braune, dem Auge sichtbare Farbe der Spitzenblätter, zuerst in den basalen Teilen derselben, zuletzt und langsamer an den Rändern der Fiederblättchen sowie an den oberen Fieder- und den Spitzenblättchen.

Da die orthotropen Sprosse sich morgens und abends am meisten neigen, ist dies von grosser Bedeutung für die Verlängerung der Assimilationszeit während des Tages.

Bei der gewöhnlichen Wuchsform der Esche wird die Lichtmenge in den unteren Teilen der Krone geringer. Hier strecken sich die Seitentriebe gegen das Licht, der schwache Bau des Zweiges macht den Spross leicht hängend, und bei dem Streben nach dem Licht wendet sich der Zweig später aufwärts. Die Holzelemente im Stammteil lagern sich dort dicker an der konkaven Oberseite des relativen Hauptstammes an, so dass das Mark im Stammquerschnitt exzentrisch an der unteren Seite zu liegen kommt. Mit der reicheren Holzbildung Hand in Hand geht die Möglichkeit eines reicheren Nahrungsstromes nach der belichteten Oberseite des Seitentriebes. Die Knospen an dieser Stelle werden begünstigt, und erfahren eine kräftigere Ausbildung und geben längere, laubreichere Triebe, die das Licht für diejenigen an der Unterseite abschwächen. Die letzteren werden somit auf Hungerkost gestellt und verkümmern langsam, wodurch eine Astreinigung an der Unterseite stattfindet. Bei jungen Eschen sind dagegen die an der Aussenseite sitzenden Knospen begünstigt und haben grosse Blätter.

Die Esche hat kreuzweise gegenständige Seitentriebe. Es ist zu erwarten, dass diese an einem schräg auswärts gerichteten relativen Hauptstamm sich teils in vertikaler, teils in horizontaler Ebene entwickeln. Die aufwärts gerichteten Sprosse können bisweilen durch einen über ihnen befindlichen Zweig gehemmt werden, während der Weg nach der Seite frei ist und die Ausbildung

kräftiger Sprosse in dieser Richtung ermöglicht wird, die auf Grund ihres Gewichtes mit der Kraft eines Hebels danach streben, den relativen Hauptstamm nach der Seite zu drehen, so dass dieser in der Tat eine Seitendrehung um seine eigene Längsachse macht. Dabei neigt sich der obengenannte S-förmig gekrümmte Zweig zur Seite. Doch strebt der Stamm danach, diese Gleichgewichtsstörung durch eine abermalige Aufwärtskrümmung auszugleichen, und es wird wieder mehr Holz an der konkaven (oberen) Seite gebildet. An solchen relativen Hauptsprossen, die durch kräftige Seitensprosse einseitig nach der Seite gedreht sind, lässt sich an geeigneten Stellen mittels Querschnitte in einigen Zentimetern Abstand am Stamm ermitteln, wie der normalerweise aufwärts (an der konkaven Seite) angesetzte Dickenzuwachs sich »spiralförmig« dreht, um stets an der oberen konkaven Seite neues Holz zu bilden. Zahlreiche Schnitte an den Seitentrieben haben die Richtigkeit des oben Gesagten bestätigt.

Die Labilität der Seitenzweige wird somit in hohem Grade durch die kreuzweise gegenständige Befestigungsart der Blätter und ihr ausgeprägtes phototropisches Streben nach dem Lichte beeinflusst. Dieses bewirkt eine Drehung der Zweige, die dadurch ermöglicht wird, dass sie langsam verholzen und darum lange schwach bleiben.

Da der Hauptstamm der Esche in freier Stellung während der 5—10 ersten Lebensjahre infolge starker Streckung der Internodien reichlich Licht erhält, kann eine grosse Zahl von Seitensprossen entwickelt werden. Jedes Knospenpaar kann seitlich Sprosse bilden. [Doch treiben meist nicht die untersten Knospenpaare an den Jahrestrieben.] 2—5 entwickelte Knospenpaare sind nicht ungewöhnlich, aber die Sprosslänge der somit in verschiedener Höhe treibenden Knospenpaare wechselt stark. Die mehr basal gelegenen sind kürzer, die mittleren Paare an den Jahrestrieben sind die längsten.

Im Bestande mit starker Beschattung treiben nur wenige Seitensprosse und alle Nahrung wird dem Hauptstamm zu raschem Längenwachstum zugeführt. Die wenigen Seitensprosse sind zart und sterben rasch ab, so dass das Holz nicht durch grobe Aststellen entwertet wird. Für den Forstmann, der astreines Nutzholz erzielen will, ist daher eine Unterdrückung des Wachstums der Seitensprosse in den ersten Jahren von grösster Wichtigkeit, bis eine höhere Schaftlänge erreicht ist, wo dann zur Erzielung grösserer Jahresringe Durchforstung eintreten kann.

Wenn LUNDEGÅRDH (1916, S. 14) angibt, dass *die Zuwachsrichtung* des Sprosses allem Anschein nach bereits in der im Frühjahr treibenden Knospe determiniert sei, so dürfte dies meiner Meinung nach in noch höherem Grade, als LUNDEGÅRDH annimmt, für *Fraxinus* gelten. Bei der Esche scheint in der grösseren oder geringeren Entwicklung der Knospen eine Determinierung zu *stärkerer oder schwächerer Entwicklung und Richtung des Sprosses vorzuliegen*.

Die in Schnittserien von mir untersuchten Knospen zeigten nämlich einen so auffallend verschiedenen Entwicklungsgrad nach beendetem Sommerzuwachs, eine so verschiedene Entwicklung in den nach der basalen Unterlage der Knospe führenden Gefässen, einen so verschieden grossen Umfang des fertig ausgebildeten Meristems sowohl unter wie auch in der Knospe, dass bei den bestentwickelten Knospen die Blattanlagen als gut entwickelte Höcker unterschieden werden konnten, während ganz kleine, ungegliederte Höcker mit unbedeutender Meristembildung das entgegengesetzte Extrem bildeten. Da die axillaren Knospen der Esche gleichsam angeklebt am Stamm sitzen, erhalten schon die Knospen eine dorsiventrale Abplattung und Einstellung. Die nach aussen gerichteten Blatt- und Sprossanlagen in der Knospe haben im Verhältnis zu den gegen die Hauptachse gepressten Blattanlagen durch die Wölbung der Knospenschuppen nach aussen grösseren Spielraum. Die Blattanlagen in dem äusseren Abschnitt der Seitenknospe zeigen in gleichem Verhältnis ein grösseres Volumen, und beim Austreiben der Knospen werden die nach aussen gestellten Blätter daher grösser. Im übrigen wechselt innerhalb ein und derselben Knospe die Grösse der Anlage. In einer Reihe von Blattanlagen mit gleichmässigen Grössenverhältnissen kann sich plötzlich eine kleinere eingeklemmte Anlage finden, aus der ein weniger entwickeltes Blatt entsteht.

Nach Entfernung der Rinde sieht man die Holzverdickungen, die den Sattel für eine Knospe bilden, und die in der Grösse den über ihnen sitzenden Knospen entsprechen. Es ist zu beachten, dass während der ersten Längenzuwachperiode der Esche die obersten Knospen und Sprosse auf Kosten der unteren korrelativ begünstigt werden. Wenn diese erste Phase des Längenzuwachses infolge verschiedener Ursachen in eine Kronenerweiterung in der Breite übergeht, wird das Wachstum der darunter sitzenden Sprosse in ganz anderer Weise begünstigt. [Hiermit hängt Folgendes zusammen: Wasserreiser bildet die Esche in geschlossenem Bestand selten. In freier Stellung werden solche dagegen entwickelt. Auf Åland, wo die Eschenwiesen recht licht sind, kommen Wasserreiser vor, und zwar sogar mit starker Färbung fast über den ganzen Spross hin.]

5. Die Blattverschiebung am Spross. Oben wurde bei der Behandlung der Sprossbildung gezeigt, dass 2—3-blättrige »Blattkränze« vorkommen und dass die Blätter eine spiralförmige Anordnung haben können. Bei *F. excelsior* f. *pendula* habe ich eine Blattverschiebung von 16 cm gemessen, bei der gewöhnlichen Esche nur die Hälfte (8 cm).

Bei der Abschattung an der nördlichen Seite der Esche im Botanischen Garten in Helsingfors mit einem dichten Bretterschirm ergaben sich infolge Blattverschiebung an drei Sprossen folgende Internodienlängen:

I. Der Spross »NE«, von der Basis aufwärts gerechnet.

- 1—2) Das erste und das zweite Internodium kurz, die gegenständigen Blätter in gleicher Höhe.
 - 3) Länge des dritten Internodiums:

Südseite	Nordseite	
10 cm	18 cm,	Differenz 8 cm.
 - 4) Das vierte Internodium mit den Blättern nur in östlicher und westlicher Richtung in gleicher Höhe.
 - 5) Länge des fünften Internodiums:

Südseite	Nordseite	
16 cm	20 cm,	Differenz 4 cm.
 - 6) Das sechste Internodium mit den Blättern nur in östlicher und westlicher Richtung in gleicher Höhe.
 - 7) Länge des siebenten Internodiums:

Südseite	Nordseite	
12 cm	14 cm,	Differenz 2 cm.
 - 8) Das achte Internodium mit den Blättern in östlicher und westlicher Richtung in gleicher Höhe an der Spitze.
- Ein unentwickeltes Internodium mit zwei kleinen Blättern beendete den Spross.

II. Der Spross »NW«, von der Basis aufwärts gerechnet.

- 1—2) Das erste und das zweite Internodium verhältnismässig kurz ohne nennenswerten Unterschied in der Blatthöhe.
 - 3) Länge des dritten Internodiums:

Südseite	Nordseite	
11.5 cm	12.5 cm,	Differenz 1 cm.
 - 4) Das vierte Internodium mit den Blättern in östlicher und westlicher Richtung in gleicher Höhe.
 - 5) Länge des fünften Internodiums:

Südseite	Nordseite	
12 cm	13.5 cm,	Differenz 1.5 cm.
 - 6) Das sechste Internodium mit den Blättern in östlicher und westlicher Richtung ungef. in gleicher Höhe.
 - 7) Länge des siebenten Internodiums:

Südseite	Nordseite	
11 cm	12 cm,	Differenz 1 cm.
 - 8) Das achte Internodium mit den Blättern in östlicher und westlicher Richtung in gleicher Höhe an der Spitze.
- Ein unausgebildetes Internodium mit kleinen Blättern beendete den Spross.

III. Der Spross »SE«, von der Basis aufwärts gerechnet.

- 1—3) Das erste, zweite und dritte Internodium waren verhältnismässig kurz ohne nennenswerte Verschiebung zwischen den gegenständigen Blättern.
- 4) Länge des vierten Internodiums:

Südseite	Nordseite	
12 cm	14 cm,	Differenz 2 cm.
- 5) Das fünfte Internodium mit den Blättern in östlicher und westlicher Richtung in gleicher Höhe.

6) Länge des sechsten Internodiums:

Südseite	Nordseite	
12 cm	14.2 cm,	Differenz 2.2 cm.

7) Das siebente Internodium mit den Blättern hauptsächlich in östlicher und westlicher Richtung in gleicher Höhe.

8) Länge des achten Internodiums:

Südseite	Nordseite	
12.5 cm	13.0 cm,	Differenz 0.5 cm.

Ein unentwickeltes Internodium beendete den Spross.

Wie an den oben beschriebenen drei Sprossen zu erkennen ist, zeigen die Internodien an der südlichen, der Sonne zugewandten Seite eine niedrigere Befestigung der Blätter. Diese Blätter der Sonnenseite werden verschoben, bis eine Auflösung des Quirles erfolgt, während die Lage der Blätter auf der nördlichen Seite in geringerem Grade durch das Sonnenlicht beeinflusst wird. Wahrscheinlich infolge der verschiedenartigen Einwirkung des Lichtes auf die S- und N-Seite des Sprosses neigt sich die Spitze desselben im Laufe des Tages nach S, korrigiert aber in der Nacht in der Hauptsache ihre Richtung durch Streckung nach oben, und die Blätter werden so durch verschiedene Dehnung in dem weichen Gewebe zu beiden Seiten verschoben. Auf die Blätter, die in östlich-westlicher Richtung stehen, fällt das Licht gleichmässig und die zu den Blättern führenden Gewebe erfahren die gleiche Lichtwirkung. Die Blätter bleiben daher in gleicher Höhe. Nur das Längenwachstum des Blattstiels bei diesen Blättern wird an der Sonnenseite verzögert; folglich neigt sich die Blattspreite der Sonne zu.

Eine ähnliche Blattverschiebung konnte ich am 1. August 1935 (im Botanischen Garten der Universität Helsingfors) wahrnehmen; dort hatte Frostschaden zu Beschneidungen geführt, durch die das Längenwachstum bei den Seitensprossen oder Wasserreisern folgender *Fraxinus*-Arten begünstigt wurde:

a) *Fraxinus excelsior* f. *aurea*, 2—3 cm Blattverschiebung an den Seitensprossen.

b) *Fraxinus mandschurica*, unbedeutend, 0.5 cm, an den Wasserreisern.

c) *Fraxinus potamophila*, ca. 1 cm; doch fanden sich an durch Frost beschädigten Spitzen aufgelöste Quirle mit einzelnen, 4—5 cm voneinander entfernten Blättern.

6. Drehungs- und Zerteilungserscheinungen. Eine andere Erscheinung sei hier noch behandelt, nämlich eine Drehungserscheinung um die eigene Längsachse sowohl bei den Haupt- wie bei den Seitensprossen sowie Früchten und gewissen Blatteilen.

An 1 m hohen Eschenschösslingen (Bot. Garten, Helsingfors) mit 8 Internodien war eine Drehung zu beobachten, die soweit vorgeschritten war, dass das oberste Blattpaar mit ca. 60° in der Richtung gegen den Uhrzeiger von der idealen Lage kreuzweiser Gegenüberstellung im Verhältnis zum basalen Blattpaar abwich. Dass die wachsenden Sprosse, Früchte und gewisse Spitzenblättchen in der Sonne ausgesetzter Lage in gleicher Weise gedreht sind, scheint auf gleichartige

äussere Reizung hinzuweisen. Diese Drehung beruht meines Erachtens zum Teil auf einer durch das volle Sonnenlicht verursachten ungleichseitigen Zuwachshemmung. Bei den Spitzentrieben entsteht hierbei eine ungleichseitige Streckung, die zu einer Biegung und späterem Ausgleich in der Länge durch Spiraldrehung führt. Dies wird zum Teil auch durch das phototropische Streben des Blattes bewirkt, weil die Spitzenblätter grösser und schwerer als die kleinen Sprossspitzen sind. Bei den Seitensprossen ist die Ursache dieselbe.

Bei den Früchten kann die frühzeitige Verholzung der Gefässbündel nach der Pollenübertragung den Längenzuwachs hemmen, während die Seitenpartien mit loserem Gewebe unbehinderter weiterwachsen. Bei langsamer Verholzung z. B. bei *Fraxinus excelsior* f. *pendula* bleibt die charakteristische Spiraldrehung der Frucht aus. Diese neigt sich nur schwach nach der besser beleuchteten Aussenseite hin (Abb. 3).

Blättchen. Bei gewissen Endblättchen (es sind dann nur 2—3 Fiederblättchenpaare vorhanden) hindert meines Erachtens die zunehmende Verholzung des Hauptnervs ebenfalls das Längenwachstum, wobei das seitlich gelegene Blattgewebe unter Bildung von Fältchen spiralig wächst.

Lichtmengen von wechselnder Stärke ergeben nicht nur 1- oder 2-reihige Palisadenzellen, sondern auch die Aufteilung des Blattes in 1—6 Paar Fiederblättchen. Meine Versuche mit mehrjährigem Seitenschirm für Eschenpflanzen haben nämlich erwiesen, dass die ost-westlich gerichteten Blätter eine Anzahl asymmetrischer Fiederblättchen neben den normalen haben¹; *an der Südseite (Sonnenseite) des Blattes wird gelegentlich eine grössere Anzahl von Fiederblättchen angelegt, meist eins mehr als an der Nordseite* (Abb. 4).

Im Zusammenhang mit gewissen Experimenten an den Spitzenknospen, die hier nicht beschrieben werden sollen, habe ich auch Versuche mit in stärkerem Schatten wachsenden Eschenschösslingen ausgeführt, welche regelmässig, von unten gerechnet, Blätter mit zunehmender Anzahl von Blättchenpaaren aufwiesen. Die Blätter, die ich an ein und demselben Spross sammelte, hatten folgende Anzahl Fiederblättchen:

1) Die Blätter des ersten Blattpaares (am basalen Teil des Sprosses) hatten nur ein Blättchen mit einer grossen Spreite und Knoten auf der Hauptader, von der paarweise Nebenadern ausgingen, jedoch ohne oder mit kaum sichtbaren Brüchen in dem seitlichen Gewebe, welche die gegenständige Anlage andeuteten.

2) Die Blätter des zweiten Blattpaares hatten 2 Fiederblättchen und ein Endblättchen, das ähnlich wie das unter 1) beschriebene Blättchen besondere Blättchenanlagen aufwies.²

3) Die Blätter des dritten Blattpaares hatten 4 Fiederblättchen und ein Endblättchen mit 2—3 nicht entwickelten Fiederblättchenanlagen usw.

Die obersten Blätter am Spross hatten schliesslich in der Regel 10 Fiederblättchen und im Endblättchen einen kaum sichtbaren Knoten als Ansatzstelle für Seitenadern.

Die unter guten Ernährungsbedingungen erwachsenen Eschenschösslinge zeigten 1935 im Bot. Garten, Helsingfors auch *an den Fiederblättchen*, meist an

¹ Hinsichtlich des Zahlenverhältnisses s. auch LUDWIG (1897, S. 258).

² Die unter 1) und 2) beschriebenen Blätter erinnern an die von *Fraxinus excelsior* f. *heterophylla*.

den basal gelegenen, ähnliche *Knoten auf der relativen Hauptader mit kräftigen paarweisen Seitenadern*, wie sie oben beim Endblättchen beschrieben worden sind. Damit verraten diese Fiederblättchenpaare eine Neigung zur Teilung in Fiederblättchen zweiter Ordnung. Einige Fiederblättchen haben sogar an der Ansatzstelle noch ein weiteres kleines Blatt, bisweilen sogar zwei von gleicher Grösse. Diese dürften jedoch aus gleicher Seitenanlage wie die Fiederblättchen erster Ordnung entstanden sein, aber durch die frühe Zweiteilung dieser Anlage hat sich eine Zwillingsbildung von Fiederblättchen entwickelt, die jedoch nicht mit doppelten Fiederblättchen verwechselt werden dürfen, welche durch Minimalstreckung der dazwischen gelegenen Hauptader entstanden sind. Beide gleichen einander, haben aber grundsätzlich verschiedene Entstehungsweise.

In der freien Natur kommen ja solche asymmetrischen Blätter seltener vor, weil eine gleichmässige Nahrungszufuhr und allseitiger Lichtzutritt eine harmonische Entwicklung ermöglichen. Wenn dagegen bei meinen experimentellen Eingriffen Anomalien erzielt wurden, so waren diese das Resultat bestimmter Reizungen infolge Veränderungen des Licht- und Nahrungsfaktors während der Knospenentwicklung.

Ausser dem Licht habe ich andere Faktoren, welche auf die Entwicklung der Blätter einwirken können (Beschneidungen), zu berücksichtigen versucht.

Nachdem die Nahrungszufuhr in Gang gekommen ist, müsste eigentlich die Anzahl der Fiederblättchen unter gleichen Bedingungen gleich sein. Die von mir untersuchten Eschensprosse erreichten jedoch erst langsam eine grössere Anzahl von Fiederblättchen (10) am oberen Teil des Sprosses, wo eine grössere Lichtmenge vorhanden war.

[Wenn BOSHART (1911, S. 98—99) keinerlei Beeinflussung durch das Licht festzustellen vermochte, kann dies darauf beruht haben, dass von ihm keine geeigneten Versuche ausgeführt worden sind.]

Die geringe Anzahl der Fiederblättchen unten am Spross konnte bei meinen Eschenschösslingen (S. 35) ebensowenig auf Nahrungsmangel beruhen, da der ganze Wurzeldruck auf den wenigen Knospen lag, die nach starkem Stutzen bis in eine Höhe von 15 cm oberhalb des Bodens übrig geblieben waren. Vielleicht kann allzu reichliche Nahrung zusammen mit geringer Lichtmenge zur Ausbildung einer geringeren Anzahl von Fiederblättchen geführt haben.

Um den Einfluss der Nahrungsmenge zu ermitteln, wurden andere Versuche vorgenommen, die im folgenden besprochen werden sollen. Wie früher (S. 27) angeführt worden ist, werden bei den Eschenschösslingen durch reichliche Nahrungszufuhr die in den Blattachseln sitzenden Knospen 1 cm aus der Achsel herausgehoben. Die lichtdämpfende Wirkung des Blattgrundes machte sich dann weniger geltend. Infolge rascher Streckung wurden die Internodien lang und volles Licht konnte auf die jungen, mit dünnen Schuppen versehenen

und leicht pigmentierten axillaren Knospen fallen. Da diese schon in demselben Sommer nach ca. 2 $\frac{1}{2}$ Wochen infolge verschiedener Eingriffe austrieben, waren sie alle in gleichem Grade als Sprosse mit Sonnenblättern angelegt. Die Versuche mit diesen aus derselben Wurzel erwachsenen, also mit gleicher genetischer Konstitution ausgestatteten Sprossen dienten dazu, den Einfluss nachzuweisen, den die Beschattung der wachsenden Blätter a) bei gleicher Nahrungszufuhr, b) bei ungleicher Nahrungszufuhr auf den Entwicklungsgang der in den Blattachsen wachsenden Knospen ausüben kann.

Wir haben somit vier Varianten:

- 1) volles Sonnenlicht von oben mit reichlicher Nahrung,
- 2) diffuses Sonnenlicht von Osten mit reichlicher Nahrung,
- 3) volles Sonnenlicht von oben mit verminderter Nahrung,
- 4) diffuses Seitenlicht von Osten mit verminderter Nahrung.

Unter reichlicher Nahrung verstehen wir hier den Vorgang, dass die Nahrungsproduktion des ganzen Schösslings durch Entgipfeln nach Möglichkeit den unten sitzenden Knospen zugeführt wurde, unter verminderter Ernährung, dass keine Entgipfelung stattfand, sondern die Knospen mit den übrigen Organen am Spross um die Nahrung konkurrieren mussten. Die Sprosse waren im übrigen bei der Auswahl gleichartig. Der Versuch wurde an den mittleren, am kräftigsten sich entwickelnden Internodien vorgenommen.

Die Ergebnisse waren für die vier Varianten folgende:

- 1) 11 Blättchen,
- 2) 9 Blättchen, die Blattlänge ca. 25—30 cm,
- 3) 7 Blättchen, die Blattlänge 12 cm,
- 4) 5 Blättchen, die Blattlänge zwischen 10 und 16 cm.

Bei diffusem Sonnenlicht waren die Blattstiele und die zwischen den Blättchen liegenden Teile länger als bei den Blättern, die im Sonnenlicht gewachsen waren. Dadurch wurden diese Blätter grösser. Auch bei diesen Versuchen übte offenbar das Sonnenlicht einen Einfluss auf die Anzahl der Blättchen in der Weise aus, dass eine relativ grössere Lichtmenge eine grössere Anzahl Blättchen, wenn auch mit etwas geringerer Blattgrösse, hervorrief.

Bezeichnend ist auch der Umstand, dass *Fraxinus excelsior* f. *pendula* mit herabhängenden Zweigen und also grösserer Belichtung der basalen Teile der Knospen die grösste Anzahl Blättchen (13—15) an der Basis des Sprosses und dann eine abnehmende Anzahl (bis zu 5—7) an der Sprossspitze bei voller Belichtung der Südseite aufweist (Versuche in Südfinnland). In schattigerer Stellung, z. B. unter Schirm der hängenden Krone, ist die Anzahl der Blättchen gleichmässiger über die ganze Sprosslänge verteilt.

Eine verhältnismässig grosse Menge Sonnenlicht zusammen mit reichlicher Nahrung gab somit den Assimilationsorganen des Sprosses eine solche Ent-

wicklung, dass eine grössere Anzahl (11) Blättchen ausgebildet wurde, wenn auch die Blattlänge kürzer als im Schatten war.

Die oben behandelten Eigentümlichkeiten bei der Esche seien in bezug auf gewisse Folgen hier erörtert.

Dass die Esche in jeder Vegetationsperiode mit ihren Blättern rasch auf die Lichtmenge reagiert, ist von grösster Bedeutung, weil eine Art, die den Schwankungen der wechselnden Standortbedingungen am leichtesten zu folgen vermag, die grössten Möglichkeiten besitzt, in der Konkurrenz mit anderen Pflanzenarten ihre Wuchsstelle zu behaupten.

Die geringe Anzahl Blättchen an den tiefer sitzenden Blättern muss wohl — innerhalb genetischer Bedingungen — in erster Linie dem Mangel an genügendem Licht zugeschrieben werden. In zweiter Linie dürfte das rasche Strömen der Nahrungsstoffe nach der Spitze in Frage kommen.

7. Der Entwicklungsverlauf der Blätter. *Störungen der Blattentwicklung.* — *Fraxinus excelsior* weicht vom Familientypus durch die gefiederten Blätter ab. Das gefiederte Blatt scheint eine sekundäre Bildung zu sein. Beim Keimling von *Fraxinus excelsior* lässt sich der Entwicklungsverlauf folgendermassen festlegen:

1. die beiden einfachen, ovalen, ganzrandigen Keimblätter,
2. das einfache, gesägte erste Laubblatt (Primärblatt),
3. das dreiteilige gesägte Laubblatt,
4. das vielteilige, gefiederte Laubblatt mit unpaarigem Endblättchen, ebenfalls gesägt.

Die entwickelte Blattspreite hätte offenbar wie bei *F. excelsior* f. *diversifolia* ausgesehen mit ungeteilter Blattspreite und stark gesägten Rändern, wenn keine Transformation während der Entwicklung eingetreten wäre.

Genetische Störungen. Die Vielgestaltigkeit, die im allgemeinen für die Blattbildung bei den *Fraxinus*-Arten kennzeichnend ist, tritt bei *F. excelsior* auffallend hervor. LINGELSHEIM (1907, S. 7) erinnert daran, wie die Züchter sich lange Zeit mit Erfolg bemüht haben, neue Spielarten zu züchten, so dass die Kataloge von Baumschulen lange Reihen von Neuzüchtungen aufweisen, z. B. *F. excelsior* f. *erosa* mit flügelrandigem Blattstiel, *F. excelsior* f. *crispa* mit anormal dichtgestellten und welligen Blättchen und gleichsam Blattbüscheln an den Zweigspitzen (Dahlem). Auch panaschierte Sorten sind aus meinen Samensaaten im Schulgarten in Jakobstad hervorgegangen. Bei Herbarienstudien in verschiedenen Museen habe ich eine auffallende Menge von Abweichungen in der Blattform festgestellt, die an verschiedenen Stellen des Verbreitungsgebietes der Esche gesammelt worden sind. Im Botanischen Museum der Universität Wien findet sich eine von WETTSTEIN 1898 in Tirol gesammelte Probe von *Fraxinus excelsior* mit kleinen eirunden Fiederblättchen und umgekehrtem eirundem Endblättchen, im Herbarium instituti botanici universitatis Brno (Brünn) ein verzerrtes dreiteiliges Blatt von *F. excelsior* f. *hetero-*

phylla und im Naturhistorischen Reichsmuseum in Stockholm von A. O. OLSON in Östergötland gefundene Blätter von *F. excelsior* f. *depauperata* mit einer einzigen ungeteilten Blattspreite und von A. O. OLSON in Västergötland gesammelte Blätter von *F. excelsior* f. *alatipes* (Blätter mit breit flügelkantigem Blattstiel oder nur mit einer Blattspreite) sowie *F. excelsior* f. *alatipes* subf. *microphylla* mit kleinen Blättern.

Hemmungsbildungen. Eine in morphologischer Hinsicht interessante Hemmungsbildung bei einzelnen Blättern eines Zweiges von *F. excelsior* erwähnt LINGELSHEIM (1907, S. 7) aus dem Herb. Rostock. Das Blatt erinnerte an die Blattform bei *Aesculus*, weil die Streckung der Blätter ausgeblieben und die kleinen Blättchenpaare in divergierender Richtung an dem gemeinsamen basalen Blatteil sitzengeblieben waren. Eine andere beachtenswerte morphologische Unregelmässigkeit zeigt die Textfig. 1. Wenn die beiden letzten Blättchen in verschiedener Höhe befestigt sind, wird das Endblättchen asymmetrisch. Die eine Hälfte desselben ist dann kleiner und zwar an derselben Seite, wo das letzte Fiederblättchen nach der Spitze verschoben ist. BOSHART (1911) ist der Meinung, dass diese Erscheinung nur bei Blättern mit akropetaler Entwicklung wie bei *Juglans* und *Fraxinus* vorkomme. Wenn gerade vor der Streckung eines neuen Zwischengliedes nur das eine Blättchen abgetrennt wird, entsteht nach BOSHART eine einseitige Hemmung in dem Vegetationspunkt, der zur Entwicklung des asymmetrischen Endblättchens führt. Bei Störung in der Streckung kann die Asymmetrie ganz unterbleiben und das Blatt hat dann überhaupt kein Endblättchen, sondern die beiden letzten Blättchen werden grösser oder die Zuwachsenenergie des Endblättchens häuft sich einseitig, so dass das Endblättchen mit dem einen der beiden letzten Blättchen ganz oder teilweise verschmilzt. Diese Erscheinung ist bei *Fraxinus*-Exemplaren auf trockenem und stark besonntem Standort recht häufig. Dasselbe habe ich auch bei *Sorbus aucuparia* und *Phellodendron amurense* Rupr. im Botanischen Garten in Helsingfors beobachtet.

Ähnliche Erscheinungen von Blattasymmetrie bespricht BRIQUET (1917) eingehend und zwar nicht nur bei *F. excelsior*, sondern auch bei *Filipendula ulmaria*, *Sambucus nigra* und *Valeriana officinalis*.

Wundreiz. PRINGSHEIM (1931) hat durch zahlreiche Versuche mit wachsenden Blättern auch für *Fraxinus excelsior* nachweisen können, dass die Blattspreite das Vermögen besitzt, bei Gleichgewichtsstörungen mit Biegebewegungen so zu reagieren, dass eine Wiederherstellung des Gleichgewichts zu beiden Seiten der Hauptader erreicht wird. Dieses gilt meines Erachtens nicht allein bei künstlichen Eingriffen, sondern auch bei Symmetriestörungen symmetrischer Blätter in der freien Natur (Theorie des Isoklinotropismus, HÄRDTEL, 1927). Bei der Esche habe ich verschiedentlich durch Abschneiden von einem oder zwei Blättchen an derselben Seite der Hauptader die Richtigkeit der Theorie feststellen können. Die Operation muss jedoch unternommen werden, bevor das Blatt sein Grössenwachstum abgeschlossen hat. Durch derartige Eingriffe wird das Blatt gezwungen, sich sogar hinter andere Blätter zu biegen und eine für die Assimilation ungünstige Beleuchtungsstellung einzunehmen. Kräftiger als eine Operation mit der Schere scheint ein langsam vor sich gehendes Abnagen von Blättern durch Insekten zu wirken. — LAKOWITZ (1925) nennt unter den Bil-



Textfig. 1.
Störungen
in der Blätt-
chenstellung.

dungsabweichungen bei *Fraxinus excelsior* Verkürzung der Jahrestriebe und Blattschrimpung durch Blattlausangriff an den Triebspitzen.

Wundreiz spielt bei Bäumen die gleiche Rolle wie bei Kräutern. Die durch schwere Schäden entstandenen Stockausschläge zeigen nach BLARINGHAM (1905) oft verschiedenartige Anomalien in Struktur, Blattstellung und Blattbildung.

GAGNEPAIN (1894) beschreibt ausführlich Fasciation bei *Fraxinus excelsior* L. (die Art der Verwachsung der Achsen, die Stellung der Blätter, die abnorme Vermehrung bzw. Verkümmern der Knospen).

Bei *Fraxinus excelsior*, *Juglans regia*, *Ampelopsis quinquefolia* und *Tecoma grandiflora* können bisweilen einzelne, viele oder sogar alle Blättchen zu Epiascidien umgebildet sein (DE CANDOLLE, 1905).

DANIEL (1913) suchte zu ermitteln, ob Übermass oder Mangel an Nahrung eine Veränderung in Grösse, Form und innerem Bau der Blätter hervorrufen kann. Bei etwa zwanzig untersuchten Bäumen und Büschen, darunter auch *Fraxinus excelsior*, ergab sich, dass operative Eingriffe an der Knospe zur Entwicklung von Riesenblättern führen können.

Die Beispiele zeigen ein grosses Variationsvermögen der Esche.

Normale Entwicklung. Die beiden gegenständigen Blätter werden als dicke Höcker einander gegenüber angelegt. Ein solcher Höcker wird in frühem Stadium in zwei Teilen entwickelt: ein unterer ausgebreiteter Blattgrund und ein oberer Teil, die Blattspreite. Die letztere wächst zuerst etwas in die Länge und Breite und ist dann ganz meristemartig. Daraus geht dann durch verschiedenen Zuwachs in akropetaler Richtung das gefiederte Blatt mit Endblättchen hervor. Später werden dann die Initialstränge angelegt, von denen die Gefässbündel ausgehen.

Die angelegten Segmente entwickeln sich unregelmässig in der Blattspreite. Das apikale Segment und die mittleren Seitensegmente wachsen rascher als die oberen und unteren. Die beiden mittleren werden dann meist grösser.¹ Erst später bilden sich die Gefässbündel, die in die oberen und unteren Fiederblättchen führen.

Im Querschnitt durch die Blattbasis sehen wir die Gefässbündel in einem ziemlich flachen Halbkreis angeordnet. Im Blattstiel wieder ist dieser Halbkreis (wahrscheinlich wegen des raschen Wachstums des jungen Stiels an der Oberseite des Hauptnervs) fast zu einem Kreis (Ring) zusammengezogen, d. h. nicht länger rinnenförmig.

¹ Die Entwicklung der Blätter beruht nicht allein auf dem Licht, sondern auch auf der Nahrungszufuhr zu den einzelnen Blatteilen. Oft kann eine starke Nahrungszufuhr während der ersten Entwicklungstage zu einer starken Entwicklung der oberen Teile des Blattes führen mit Verschmälerung nach der Basis, nachdem der Frühjahrswasservorrat an verhältnismässig trockenen Wuchsstellen erschöpft ist. Die Erscheinung kann auch als Korrelationsäusserung aufgefasst werden, weil kleinere Blättchen an der Blattbasis den inneren Teilen der Blattkrone gleichmässigeren Raum im Gedränge und besseren Lichtzutritt gewähren. Bei der Streckung des Sprosses ist ja auch die mittlere Partie begünstigt.

Die Gefässbündelentwicklung des Blattes, die stark an die der Monokotyledonen erinnert, wird bei älteren Blättern durch die Bildung zahlreicher, mannigfaltiger Verzweigungen und Anastomosen undeutlich, was mit dem Flächenzuwachs der Blattspreite nach verschiedener Richtung im Zusammenhang steht (DEINEGA, 1898).

Nachdem sich die Blattknospen geöffnet haben, führen die dünnen Blätter während des Zuwachses phototropische Anpassungsbewegungen aus, die bei der Esche stark ausgeprägt sind. Beim Zuwachs der Blätter beschreibt die Blattspreite zuerst einen Bogen in der Richtung gegen die Oberseite des Blattes. Nachdem die Blättchen sich zu grösserer Winkelstellung geöffnet haben, krümmt sich jeder Blattrand schwach nach unten, worauf das ganze Blatt und die benachbarten übrigen Blätter abwärts oder gegen die Einfallrichtung des Lichtes gebogen werden (HINZE, 1901).

Auch später noch wachsen die Gelenke des Blattes und der Blättchen zwecks Lichtanpassung. Durch knotige Verdickungen (Blattgelenke) wird endlich die Schlussstellung des Blattes fixiert. In gewissen extremen Fällen kann die Blattachse, um Licht zu erhalten, eigentümliche Biegungen bis zu 90° an irgendeiner Befestigungsstelle der Blättchen aufweisen oder sich in Spiralrichtung bis zu 180° drehen, so dass die äussersten Blättchenpaare die obere Blattfläche dorthin wenden, wohin die ersten Blättchen ihre Unterseite richten.

Pigmentierung. Die jungen Blätter des Sprosses haben meist an der Sprossspitze eine stark braunrote Pigmentierung. Da diese Farbe später beim weiteren Wachstum des Blattes verschwindet, scheint sie in erster Linie den empfindlichen Blättern als Schutz gegen allzu starkes Licht während der ersten Entwicklungsstage zu dienen.

LIPPMAA (1928), der über 330 Arten auf das mikroskopisch wahrnehmbare Vorhandensein oder Fehlen von Anthocyanin in den Assimilationsorganen untersucht hat, vertritt in bezug auf das Vorkommen von Anthocyanin die Lichtschirmhypothese. Die Fähigkeit, Anthocyanin zu bilden, ist ja eine erbliche Eigenschaft. Hier ist darauf hinzuweisen, dass z. B. *Fraxinus sambucifolia*, die im Botanischen Garten in Helsingfors ihre Blätter mittels besonderer Dreh- und Biegebewegungen auffallend begehrlieh dem Licht entgegenstreckt, nur geringe Mengen mit blossen Auge sichtbaren Anthocyanins in den jungen Blättern aufbewahrt und in Übereinstimmung mit diesem grossen Anspruch an Licht durch eine früh beginnende, von unten einsetzende Ast- und Kronenreinigung ihr Blattwerk (in auffallend höherem Grade als *F. excelsior*) heller und offener hält als die daneben stehende *Fraxinus manschurica* (mit Anthocyanin?) und dichterem Laubwerk) und *Fraxinus ornus* (mit behaarten Neussprossen). Behaarte junge Sprosse sind gegen übermässig starkes Licht in gewissem Grade geschützt. Es sei hier erwähnt, dass REINKE (1876, S. 153) auf das Vorkommen einiger kleinen kurzstieligen Trichomzotten an der Blattfläche von *F. excelsior* hingewiesen hat.

Die *Festigkeit* der Blätter ist ziemlich gross. ANHEISSER (1900, S. 91) meint, dass die »Verzahnung der Epidermiszellen ein Schutz gegen das Einreissen der Blätter« sei. Einen ähnlichen Schutz sollen die gesägten Blattränder den

dünnblättrigen »aruncoiden« Pflanzen (von *Aruncus silvester*) geben. Auch *F. excelsior* (mit nur 0.15 mm dicken Blättern) hat gesägte Blattränder, so dass die Blättchen federnd leicht im Winde gegeneinander schlagen.

Bei Ausästung können *Riesenblätter* infolge reichlicher Nahrung entstehen.¹ Ein solches Blatt kann doppelt so gross sein wie ein gewöhnliches; bei einem auf Åland angetroffenen Blatt betrug die Länge 60.5 cm, die Breite 29 cm.

Die Anzahl der Blättchen. In der Anzahl der Blättchen konnte ich bisweilen (auf Åland) bei *Fraxinus excelsior* in freier Lage an der südlichen Lichtseite bei dem gleichen Individuum ein Blättchenpaar mehr feststellen als an der beschatteten Nordseite (5—6 gegenüber 4—5).

Drehungen. Meine Beobachtungen auf Åland (Jomala, Ytternäs) zeigten auch, dass die halbentwickelten Blätter an sonnigen Tagen infolge Zuwachs Drehungs- und Biegungsbewegungen gegen die Sonne ausführten, so dass die Längsrichtung der Blättchen im jungen Stadium möglichst parallel zu den einfallenden Sonnenstrahlen verlief. Die Erscheinung war am Nachmittag, wenn die Sonne sank, am deutlichsten. *Die biegsamen Blätter von Fraxinus excelsior bewegen sich bei kleinen Windstössen und entziehen sich so der Sonnenhitze leichter als die Blätter anderer nordischer Holzarten. Die Palisaden- und Schwammparenchymseite der Blättchen ist in Übereinstimmung damit nicht so scharf unterschieden, und Schatten- und Sonnenblätter vermögen leichter wechselndes Licht zu ertragen, da sie bei Winddruck abwechselnd die obere und die untere Seite der Sonne zuwenden.*

Eine ähnliche Beweglichkeit, welche für die Blätter der Esche in wachsendem und ausgebildetem Zustand charakteristisch ist, ist auch bei den Blüten zu beobachten.

8. Die innere Struktur der Blätter. Die innere Struktur des Blattes hängt in hohem Grade von der Lichtstärke und der Dauer der Exposition ab.² Im Kampf um das Licht können nur diejenigen Blätter bestehen,

¹ Auch die Dorsiventralität der Seitensprosse scheint nach BOSHART (1911, S. 98—99) auf Reizung infolge schwacher Ernährung zu beruhen, denn bei guter Nahrungszufuhr kann sich die dorsiventrale Natur in radiäre verwandeln.

² Indem NORDHAUSEN (1912) bei etwa zehn Bäumen und Sträuchern, u. a. bei *Fraxinus excelsior* f. *pendula* an ein und demselben Spross die Blätter von unten nach oben verglich, stellte er fest, dass die Blätter von der Basis nach der Spitze zu in Form und Struktur gesetzmässigen Veränderungen unterworfen sind. Das erste Blatt wäre somit ein Schattenblatt, unabhängig von der Beleuchtung.

NORDHAUSEN hat die Beobachtung gemacht, dass die Schattenblätter trotz Veränderung der Beleuchtungsverhältnisse bei der Belaubung grösser als die Lichtblätter werden. Auch der Unterschied in der Blattstruktur der Licht- und Schattenblätter bleibt trotz der Lichtveränderungen bestehen. So gaben Licht-

die ein bestimmtes Minimum Licht erhalten. In dichtem Bestande fallen die Zweige und Blätter allmählich ab, so dass die schlanken Stämme nur eine im Gipfel zusammengedrückte Belaubung haben. Bei *F. excelsior* ist diese Erscheinung deutlich ausgeprägt.

Die folgende Darstellung bezieht sich fast ausschliesslich auf das kleine Endblättchen des betreffenden Blattes und auf *Fraxinus*-Material aus Finnland. Abbildungen der Zellstruktur bei Eschenblättern finden sich z. B. bei SCHRAMM (1912), so dass solche hier nicht wiedergegeben sind.

1) Die Keimblätter sind schmal herzförmig, ca. 30 mm lang und 8 mm breit, ganzrandig, mit schwach ausgebildeter unregelmässiger und undeutlich federförmiger Nervatur und gröberen Anastomosen zwischen den Seitenadern. Das Palisadenparenchym ist einreihig; die Zellen sind doppelt so lang wie breit. Im Schwammparenchym liegen die Zellen, mit der grössten Ausdehnung in der Blattebene, in fünf Reihen. Die Zellen sind unregelmässig und stossen in zahlreichen Ausbuchtungen aneinander. Die Interzellularräume füllen das Schwammparenchym mit grossen gewundenen Gängen aus. Die oberen Aussenseiten der Epidermiszellen treten an der Oberseite des Blattes in welligen Reihen auf, die Unterseite des Blattes ist dagegen ganz eben, abgesehen von den Stellen, wo die Gefässe verlaufen.

2) Die Primärblätter bei den 5—6 cm hohen Keimlingen weisen eine dreieckigere Form auf als die Keimblätter; sie sind etwas kürzer, haben gesägten

sprosse, selbst wenn sie in gedämpftes Licht gestellt wurden, typische Lichtblätter mit zwei Reihen dicht gestellter Palisadenzellen, während in Licht gebrachte Schattensprosse Schattenblätter mit Palisadenzellen in nur einer lockeren Reihe bildeten. NORDHAUSEN hat somit nachgewiesen, dass die anatomischen Strukturverhältnisse in Licht- und Schattenblättern bereits in der Anlage zu Blattknospen fixiert sind und dass die Beleuchtung bei der Belaubung daher nur von geringem Einflusse auf die Blattstruktur sein kann. Dagegen kann die Bedeutung der Lichtmenge für den gleichmässigen Verlauf der späteren Assimilation sehr wichtig sein.

Die Blätter der Esche sind nach ihrer inneren Natur zwar als Schatten- oder Lichtblätter angelegt, aber nach der Laubbildung haben sie während des Zuwachses mehr oder minder das Vermögen, sich in der Richtung gegen die jeweils am besten geeignete Lichtmenge zweckentsprechend einzustellen. Dass Blätter wie die Buchenblätter im Gegensatz zu den Eschenblättern infolge der Befestigung dabei langsam reagieren, ist natürlich. Bei *Fraxinus excelsior* ist der Sachverhalt ein anderer und zwar infolge des Schutzes teils durch die steifen Knospenschuppen, teils durch die Behaarung der zarten Blätter sowie ihre Braunpigmentierung, am meisten jedoch durch die weitgehende Gliederung des Blattes, durch die nicht allein das Blatt in seiner Gesamtheit, sondern auch jedes Blättchen in Stand gesetzt wird, sich zum Schutz gegen allzu starkes Licht während der ersten Entwicklung der Blätter von morgens bis abends rasch nach den Sonnenstrahlen zu rehen. Das Blatt kann sogar wie ein Buch längs der Mittellinie zusammenklappen, ebenso auch die einzelnen Blättchen während ihres Wachstums.

Rand und sind meist ungeteilt, wenn auch hie und da dreiteilige vorkommen. Was die Struktur betrifft, so hat das Primärblatt ein einreihiges Palisadenparenchym. Die Zellen erscheinen doppelt so lang wie breit. Im Schwammparenchym sind dagegen die Zellen fast ebenso lang wie breit, in der Mitte liegen sie meist in fünf Reihen, am Blattrand in drei. Infolge der unregelmässigen Zellform entstehen im Gewebe viele umfangreiche Interzellularräume. Die Epidermiszellen sind ziemlich gross, mit welligen Aussenwandungen, und wie auch die Spaltöffnungen von geringer Anzahl. Das Adersystem ist wenig ausgedehnt, wenn auch nicht so wenig wie bei den Keimblättern, federförmig und regelmässig. Die Spaltöffnungen sind gross.

Auf die Primärblätter folgen die Blätter mit dreiteiliger Blattspreite. Später hat das Blatt dann fünf, sieben, neun, elf oder dreizehn Blättchen.

3) Bei den gleich auf die Primärblätter folgenden Blättern erinnert die Struktur in mancher Hinsicht an die des Primärblattes. Die Palisadenschicht besteht meist aus einer einzigen Zellreihe, und das Schwammparenchym ist ebenso wie bei dem Primärblatt in den Zellen mit zahlreichen Ausbuchtungen versehen, welche die Verbindung zwischen dem Gefässgewebe und dem Palisadenparenchym herstellen. Die Länge der Blattnervatur ist grösser, aber die Anzahl der Spaltöffnungen geringer.

Später tritt eine während der vorhergehenden Vegetationsperiode teilweise determinierte Umwandlung im Blatt unter dem Einfluss äusserer Faktoren ein. Die Blattformen sind dann entweder Schatten- oder Lichtblätter.

4) Das Schattenblatt hat nur eine Palisadenzellreihe, aber ihr Durchmesser ist ungefähr doppelt so gross wie derjenige des Lichtblattes. Im Schwammparenchym haben die Zellen ihre grösste Ausdehnung in der Richtung der Blattspreite, die sich in horizontaler Stellung gegen das vom Zenit diffus einfallende Licht wendet. Die Zellform ist im übrigen sehr unregelmässig, und Interzellularräume keilen sich zwischen die Palisadenzellen ein, so dass das Parenchym des Blattes locker wird. Die Epidermiszellen greifen durch stärkere Verzahnung auf beiden Blattseiten in die Nachbarzellen ein. Da die Anzahl der Spaltöffnungen, insbesondere an der Unterseite, bedeutend geringer als bei den Lichtblättern ist, nimmt die Gesamtzahl der Epidermiszellen ab. Auch ist die Länge des Adersystems geringer.

5) Das Lichtblatt hat ein zweireihiges Palisadenparenchym. In der oberen Reihe sind die Zellen bis zu 2—3mal so lang wie breit, in der darunter liegenden Zellreihe etwa 2mal so lang. Auch das Schwammparenchym tritt meist in zwei Reihen mit hauptsächlich gleicher Zellstreckung wie im Palisadenteil auf. Durch grosse Interzellularräume und Wände mit ausbuchtenden Partien, die den Kontakt mit den Nachbarwänden herstellen, wird das Schwammparenchym vom Palisadenparenchym getrennt. Das Epidermisgewebe weist an der Unterseite des Blattes zahlreiche Spaltöffnungen auf, nach SCHRAMM (1912,

S. 259) 1265, nach ESPE (aus BÜSGEN, 1927, S. 210) nur 321—667 je mm². Nach SCHRAMM wären die Wandungen der Epidermiszellen an der Unterseite des Blattes eben, aber an der Oberseite gewellt. In dem von mir auf Åland gesammelten Material sind die Zellen indessen sowohl an der Ober- wie an der Unterseite des Blattes gleichmässig gewellt. Im Querschnitt der Blätter sind die Zellen wie konvexe Linsen geformt.

SCHRAMM gibt folgende Zahlen für die Grösse der Spaltöffnungen bei den verschiedenen Blattformen an (S. 260):

Lichtblätter erwachsener Bäume	0.00015 mm ²
Schattenblätter » »	0.00028 »
Primärblätter eines Sonnensämlings	0.00075 »

Während also das Primärblatt des Sonnensämlings eine fünfmal grössere Spaltöffnung hat als das Lichtblatt eines erwachsenen Baumes, haben die Lichtblätter eine 5 1/2mal so grosse Anzahl Spaltöffnungen, so dass auf diese Weise, wie SCHRAMM annimmt, ein Ausgleich geschaffen wird.

6) Das Fruchtblatt wächst nach der Pollenübertragung schnell; die Anzahl der Spaltöffnungen an den Früchten ist sehr gross. Die Frucht kann nach JONSSON (1910) nach dem Laubfall im Herbst noch assimilieren.

*Die angegebenen Eigentümlichkeiten der Blätter von Fraxinus excelsior stehen in voller Übereinstimmung mit den Verhältnissen an der Wuchsstelle. Wenn die Früchte auf einen durch die Kultur nicht beeinflussten Boden fallen, haben die Sämlinge in der dichten Untervegetation nur spärliches Licht. Das Primärblatt des Sämlings ist dort infolge seines anatomischen Baus dem Licht in der Umgebung angepasst. Die vorhandene Lichtmenge bildet die natürliche Voraussetzung für die Assimilation des Sämlings. Die anatomische Struktur des Primärblattes ist daher nach SCHRAMM als die genetisch fixierte Jugendform des normalen Blattes aufzufassen.*¹

¹ Bei den von SCHRAMM (S. 292) untersuchten Pflanzen »zeigt das Primärblatt des Lichtsämlings eine mehr (*Fagus*) oder weniger (*Acer*, *Carpinus*, *Tilia*) weitgehende Übereinstimmung in seiner anatomischen Struktur mit dem Schattenblatt des erwachsenen Baumes oder Strauches«. Daher sind die Schattenblätter der erwachsenen Bäume und Sträucher nach SCHRAMM nicht als neue Blattformen anzusehen, sondern als zweckmässige Wiederholungen oder Nuancierungen der Jugendform des Blattes. Das Lichtblatt dagegen sei eine durch das Licht geformte Bildung, die in einem gewissen Lebensalter des Baumes nach SCHRAMM (1912, S. 291—292) in folgender Weise entsteht: »Durch starke Inso-lation, verbunden mit einer Erhöhung der Transpiration, wird bei den Primärblättern der Sämlinge 1. das Bestreben hervorgerufen, das Schwammparenchym im Verhältnis zum Palisadenparenchym geringer auszubilden, und 2. der Entwicklungszustand der Blätter in der Richtung auf die Fortbildung zum späteren Sonnenblatt mehr oder weniger beeinflusst.»

Mit Rücksicht auf die Wuchsstelle und das Prozent der je Einheit des Frisch-

Unter den oben berührten Verhältnissen ist es wichtig zu wissen, wie rasch sich bei *Fraxinus excelsior* Blätter vom Primärblatttypus und Schattenblatttypus in den Lichtblatttypus verwandeln, sowie auch die Dauer der Nachwirkung des Lichtes festzustellen und die Fähigkeit, in jüngeren Jahren Überschattung zu ertragen, und zwar mit Rücksicht sowohl auf die Intensität der Überschattung wie ihre Dauer. Denn ein Baum, der sich den bestehenden Verhältnissen rasch anzupassen vermag, hat grössere Aussicht, in der Konkurrenz mit anderen Bäumen mit geringerem Anpassungsvermögen durchzuhalten. Von Interesse sind hier die Bäume, die in erster Linie mit der Esche um die Wuchsstelle kämpfen, und die Art ihrer Reaktionsweise. Die wechselnde Form der Blattzellen bei der Esche lässt gerade diesen Baum besonders geeignet für Lichtmessungsversuche erscheinen. Die verschiedenen Blätter von *Fraxinus excelsior*, die ich mikroskopisch untersucht habe, zeigten stark wechselnde Durchleuchtungsgrösse (hier als Bruchteil des vollen Tageslichtes ausgedrückt).¹ Am lichtdurchlässigsten waren die ungeteilten Primärblätter (= 1/90 des vollen Tageslichtes), fast ebenso lichtdurchlässig die dreiteiligen Blätter, während die folgenden Schatten- und Lichtblätter 1/120 bzw. 1/150 des vollen Tageslichtes, also dieselbe Lichtstärke wie unter dichten Fichten, aufwiesen. Diese am Endblättchen der Esche erhaltenen Resultate (im Mittel 5—10 Versuche) beruhen offenbar nicht nur auf der Schwierigkeit, mit meinen Instrumenten so schwache Lichtwerte zu messen, sondern darauf, dass die gefaltete Struktur der Zellmembranen mit verschiedenen Ausstülpungen zwischen den Zellen (vgl. S. 43—45) in verschiedenem Grade die Lichtdurchlässigkeit verhindern. *Die wechselnden Werte für das Lichtdurchlässigkeitsvermögen der verschiedenartigen Eschenblätter, die auf den ersten Blick verwirrend erscheinen, spiegeln nach den Befunden in der Tat die Stärke der Esche in der Konkurrenz um das Licht wider. Die Schwankungen zeugen nicht nur von starker Variation, sondern fast eher von der raschen Anpassung der Blätter an Veränderungen auf den untersuchten Standorten. Für die Assimilation hat diese Tatsache die grösste Bedeutung im Kampf um den Raum im Mischbestand.*

gewichtetes produzierten Stoffmenge dürfte jeder der beiden Blatttypen, sowohl das Schatten- wie auch das Lichtblatt, in seiner Art der jeweils vorteilhafteste sein.

¹ In den meisten Fällen sind die Schattenblätter lichtdurchlässiger als die entsprechenden Lichtblätter. Als allgemeine Regel gilt weiter, dass bei ein und derselben Art das Durchlässigkeitsvermögen des Blattes vom Zentrum nach der Peripherie der Krone geringer wird. Die gleiche Transparenz zeigten junge und ausgewachsene Blätter von *Caragana fruticosa*, *Deutzia crenata* und *Fraxinus excelsior* f. *pendula*. Meist sind jedoch jüngere Blätter einer Pflanze lichtdurchlässiger als ältere. Während des Zuwachses ändert sich die Lichtdurchlässigkeit. (LINSBAUER, 1901).

9. Lichtbedürfnis und Assimilation. Im folgenden gebe ich nach HESSELMAN (1904, S. 368) einige Zahlen für die Lichtstärke, gemessen $\frac{1}{2}12$ — $\frac{1}{2}13$ Uhr an klaren wolkenlosen Tagen auf Skabbholmen im Schärenhof von Stockholm, daneben WIESNERS Zahlen für Wien. Da die Stockholmer Schären fast dieselbe nördliche Breite wie die Ålandsinseln haben und die Zahlen sich auf die Nordgrenze der Esche in Skandinavien beziehen, dürften sie hier von Interesse sein:

	Skabbholmen (Stockholm)	Wien
1.—15. VII.	0.999	1.273
15.—31. VII.	0.944	1.258
1.—15. VIII.	0.823	1.245

Aus den Werten geht hervor, dass das Lichtmaximum auf Skabbholmen geringer ist als das in Wien. Das Maximum war in Wien im Juli 1.500 (nach WIESNERS Berechnungen), auf Skabbholmen 1.226.

Die Lichtmessungen von HESSELMAN (1904, S. 454—455) in den Sommern 1899—1901 zeigen, dass der *Lichtgenuss* für die Pflanzen auf sonniger Wiese 1 oder fast 1, in unbelaubtem Eschenbestand $\frac{1}{1.2}$ — $\frac{1}{2.8}$, in belaubtem Eschenbestand

$\frac{1}{14}$ — $\frac{1}{17}$ des vollen Tageslichtes beträgt. Bei fortschreitender Kronenausbildung nimmt das Lichtmass für die inneren Kronenteile ab. HESSELMAN fand (S. 369—370) für einzelne freistehende Bäume an klaren Tagen folgende Werte (verglichen mit WIESNERS Untersuchungen bei Wien):

	Skabbholmen (Stockholm)	Wien
Fraxinus excelsior	$\frac{1}{5.2}$ — $\frac{1}{6.1}$ (= 0.19—0.16)	$\frac{1}{5.8}$ (= 0.17)
Sorbus aucuparia	$\frac{1}{5.2}$ — $\frac{1}{8}$ (= 0.19—0.125)	—
Betula verrucosa	$\frac{1}{7}$ — $\frac{1}{8}$ (= 0.14—0.125)	$\frac{1}{9}$ (= 0.11)
Populus tremula	$\frac{1}{8.8}$ (= 0.11)	—
Acer platanoides	$\frac{1}{14}$ — $\frac{1}{17}$ (= 0.07—0.06)	—

Die erforderliche Lichtmenge ist für jede Holzart spezifisch; die Werte bewegen sich innerhalb enger Grenzen und werden bei bestimmtem Alter für das Baumindividuum konstant. Wie dieses Lichtminimum in der Baumkrone beibehalten werden kann, hängt mit der Astreinigung zusammen. Doch können sich andere Faktoren, die das Licht kompensieren dürften, geltend machen.

Offenbar kann das Lichtbedürfnis teilweise durch eine reichere Nahrungszusammensetzung ersetzt werden. HESSELMAN (1904, S. 375) führt beispielsweise zwei *Corylus*-Sprosse an:

a) der eine bei einem Lichtminimum von etwa $\frac{1}{30}$ in der Assimilation nachlassend,

b) der andere noch bei einem Lichtminimum von etwa $\frac{1}{50} - \frac{1}{60}$ des vollen Tageslichtes assimilierend (bei guter Nahrungszufuhr offenbar geringeres Lichtbedürfnis).

Es zeigt sich somit, dass ein Teil der Lichtmenge durch einen anderen Faktor, hier offenbar durch besseren Boden, ausgeglichen werden kann. Es ist daher verständlich, dass die Esche sowohl wie andere Bäume auf einem für die Art geeigneteren Boden mit reichlicherer Nahrung dichter stehen. Wasser und Mineralstoffe scheinen in diesem Fall wichtiger als das Licht zu sein. Dazu stimmt — in Übereinstimmung mit dem Kompensationsprinzip — die Feststellung von LUNDEGÄRDH (1925, S. 354), dass eine geringe Erhöhung des Kohlendioxidgehaltes die Assimilationsintensität wirksamer steigert als durch Lichtverdoppelung erreicht werden kann: »Bei allen Lichtintensitäten über etwa $\frac{1}{10}$ wird also bei den Schattenpflanzen die Assimilation fast ausschliesslich durch den Kohlensäurefaktor kontrolliert.«

Angesichts dieser bedeutsamen Tatsache für die Schattenpflanzen seien folgende, in dichten Beständen ausgeführte Lichtmessungen HESSELMANS (1904, S. 377—378) zum Vergleich referiert, da ja die Esche auf Grund ihrer schwach ausgebildeten Palisadenschicht den Schattenpflanzen nahesteht und gern im Mischbestand wächst.

Am 13. Juni 1902 hatten die Haselknospen in 1 cm Länge Blätter entwickelt, die Esche blühte schön, aber die Blattknospen waren noch geschlossen. Es war ein schöner, wolkenloser Tag; um 10 Uhr morgens war das Licht 0.780, um $\frac{1}{2}$ 12 Uhr 0.953 und um 12 Uhr 1.000. Auf den hellsten Teilen der Haselwiese betrug das Licht $\frac{1}{1.5}$, unter dem Schirm schwach belaubter Zweige sank es auf $\frac{1}{2.3}$,

die Durchschnittszahl für 10 Beobachtungen war $\frac{1}{1.7}$, während es in grösseren Sträuchern zwischen $\frac{1}{2}$ und $\frac{1}{3}$ wechselte. Auch in den Eschenhainen variierte das Licht zwischen $\frac{1}{1.2} - \frac{1}{2.8}$. Drei verschiedene Eschenbestände wurden

untersucht und folgende Lichtmengen vermerkt: $\frac{1}{1.4}$, $\frac{1}{1.7}$ und $\frac{1}{1.8}$. Bei zunehmender Belaubung sank das Lichtmass. Die Eschen hatten an feuchten Standorten die schönsten Wuchsformen, wenn auch mit geringerem Lichtmass als die freistehenden Bäume. Schon an den hellsten Stellen sank das Lichtminimum auf

$\frac{1}{10.8}$ des ganzen Tageslichtes, in dichteren Beständen auf $\frac{1}{14}$, ja sogar bis auf $\frac{1}{17.5}$ bei dichterer Belaubung. Die Blätter haben dann eine herabgesetzte Assimilationstätigkeit mit geringer Stärkebildung, schwacher Belaubung, langsamem Wachstum; oft findet man absterbende Bäume im Schatten der älteren, so dass die Blätter an heiteren, warmen Sommertagen nur geringe Stärkebildung aufweisen.

Meine Lichtmessungen auf verschiedenen Eschenlokalitäten (S. 20, 50, 51, 56) bestätigen die obigen Angaben HESSELMANS $\left(\frac{1}{14} - \frac{1}{17.5}\right)$ d. h.:

Das Lichtleben der erwachsenen Esche beginnt in Schattenlage bei einem Lichtminimum von ca. $\frac{1}{17.5}$ und die Intensität wird durch das Licht bis zu dem fast vollen Tageslicht Südfinnlands vermehrt.

Neue Untersuchungen mittels photoelektrischer Methode zwecks Bestimmung des Lichtmasses bei verschiedenen Pflanzen sind von ATKINS und POOLE (1930) sowie von ATKINS und STANBURY (1932) ausgeführt worden. Auch hier wird die Beleuchtung durch den Tageslichtfaktor angegeben (d. h. den Prozentsatz des vertikal einfallenden Lichtes, der den Standort der Pflanze erreicht). Trotzdem der Tageslichtfaktor bei starker Bewölkung und direktem Sonnenlicht gewissen Schwankungen unterliegt, lässt sich doch das Verhältnis zwischen Beleuchtung und Standort der einzelnen Pflanzen ermitteln. Die genannten Forscher fanden u. a. folgende Pflanzen bei den unten angeführten Lichtmassen:

Bei dem Tageslichtfaktor $\delta = 9\%$ besteht das Unterholz aus *Rubus fruticosus*, *Corylus avellana*, *Fraxinus excelsior* und *Acer pseudoplatanus*.

Der für *Fraxinus excelsior* oben angegebene Wert ($9\% = 9/100$) ist beinahe $= 9/99 = 1/11$. Dieser Wert stimmt gut mit den von HESSELMAN angegebenen Zahlen $1/10.8$ und $1/14$ für Skabbholmen im Schärenhof von Stockholm überein.

Auch andere Lichtmessungen liegen vor. BOYSEN-JENSEN (1910) hat nach eigenen Messungsmethoden die Lichtperzeption der dänischen Waldbäume untersucht (Tab. 4). Es ist aber kaum angängig, seine Ergebnisse direkt zum Vergleich heranzuziehen, da sowohl die Messungsmethode wie auch Standortsvielfalt haben einwirken können. Da jedoch die Esche im gemischten Bestand fortzukommen sucht, dürfte es von Bedeutung sein, den Lichtbedarf der Esche mit dem ihrer Konkurrenten zu vergleichen. Ordnet man die Bäume nach dem Vermögen Schatten zu ertragen, so ergibt sich folgende Übersicht (Tab. 4), die Mittelwerte sowohl für freistehende Bäume wie auch für den Bestand enthält (in der Hauptsache nach BOYSEN-JENSEN, S. 25).

Tabelle 4. Die Schattenerträgnisfähigkeit verschiedener Holzarten.

	Freistehende Bäume, Licht in % des freien Tageslichtes	Bestand, Licht in % des freien Tageslichtes
<i>Picea abies</i>	—	1.0
<i>Fagus silvatica</i>	1.2	1.8
<i>Acer pseudoplatanus</i>	2.0	7—20
<i>Ulmus</i> sp.	3.7	4.1
<i>Quercus pedunculata</i>	3.9	11.0
<i>Fraxinus excelsior</i>	8.5 $\left(= \frac{1}{11.76} \right)$	13.6 $\left(= \frac{1}{7.35} \right)$
<i>Alnus glutinosa</i>	12.6	18.5
<i>Betula</i> sp.	17.2	25.7

Die Übereinstimmung zwischen den Zahlen in Tab. 4 für *Fraxinus excelsior* und HESSELMANS und ATKINS' Ergebnissen ist auffallend.

Hinsichtlich der Fähigkeit der Bäume, zu beschatten und Schatten zu ertragen, besteht eine grosse Verschiedenheit zwischen Eiche (Tageslichtfaktor $\delta = 11.0\%$) und Esche ($\delta = 13.6\%$). Die Krone der Esche lässt mehr Licht durch als die der Eiche, aber die Esche kann auch mehr Schatten ertragen.¹ BOYSEN-JENSEN hat nachgewiesen, dass die Kurve der Kohlensäureassimilation proportional dem zunehmendem Licht bis zu einem gewissen Maximum steigt; je besser die Bäume Schatten ertragen, um so steiler steigt die Kurve an.

Da in den belaubten Eschenbeständen mit einem Lichtmass von $1/14$ — $1/17.5$ jüngere beschattete Eschen nur schwach assimilieren und sogar abgestorbene Bäume zu finden sind, ist es verständlich, dass die Esche nicht auf die Dauer im Fichtenbestand mit einem Lichtmass von $1/24$ — $1/27$ fortkommen kann. In Jungfichtenbeständen mit einem Lichtmass von nur $1/50$ — $1/60$ wie auch auf Haselwiesen mit einem Lichtmass von $1/50$ — $1/60$ des vollen Tageslichtes kann die Reaktion der Esche eine andere sein, da sie infolge der Fähigkeit, in den ersten Jahren Überschattung zu ertragen, durch so niedrige Pflanzenbestände wie die oben angeführten hindurchzuberechnen vermag, wenn

¹ Auf Haselwiesen sinkt das Licht (HESSELMAN, S. 378) auf $\frac{1}{50}$ — $\frac{1}{60}$ des vollen Tageslichtes. Bei *Juniperus communis* war das Lichtminimum $1/17$; es kann aber auch auf $1/18$ und $1/27$ sinken; im Fichtenbestand auf Laubwiesen hat man $1/24$ — $1/27$, aber zwischen jungen Schösslingen $1/50$ — $1/60$ und weniger festgestellt. Bei Önningeby, Åland, habe ich kümmernde Eschenkeimpflanzen unter Fichten bei einem Lichtmass von $\frac{1}{120}$ des vollen Tageslichtes gefunden. Das schwache Licht dürfte hier durch reicheren Endospermvorrat bei den Keimpflanzen kompensiert werden.

der Boden im übrigen gut ist. Innerhalb eines reinen Eschenbestandes wie auch zusammen mit Birken würde die Stellung auf die Dauer drückend; sie führt meist zum Kümmern einiger beherrschter Bäume.

Es gibt Eschen mit früher und später Belaubung und zwar sind es in jedem Jahre dieselben Bäume, die sich besonders früh oder spät belauben und ihre Konkurrenten beschatten. Es ist leicht zu verstehen, dass die Anzahl der spät treibenden Bäume mit zunehmendem Alter des Bestandes stärker abnimmt als die der früh sich belaubenden. Die spät treibenden Bäume können nur dann den Kampf mit ihren Nachbarn bestehen, wenn sie einen Höhenvorsprung haben und sich in dieser Stellung zu behaupten vermögen. In der Tat sind auch *die spät ergrünenden Eschen in älteren Beständen* hinsichtlich des Lichtmasses begünstigte Bäume; sie sind (ebenso wie die Buche u. a.) entweder herrschende oder in geräumiger Stellung erwachsene Bestandesglieder oder Randbäume (ENGLER, 1911). Beherrschte und ganz unterdrückte Spätlinge werden infolge eines allzu geringen Lichtmasses während des Austreibens aus dem Bestande ausgemerzt.

Auf der Eschenlokalität bei Önningeby auf Åland (dritte Landzunge nach Osten) kommen solche, infolge von Lichtmangel verkümmerte Jungeschen vor, ebenso bei Svartsmara (Ål.) bei 1/60 Tageslicht.

Das spätere Ergrünen und die langdauernde Sprossentwicklung bei der Esche kann daher in gemischtem Bestand von verschiedener Bedeutung für das Baumindividuum sein, und zwar ist vom ökologischen Standpunkt aus das späte Ergrünen bei jungen Eschen *im Freien* ausschliesslich ein Vorteil. Sie entgehen dann leichter der Frostgefahr. Anders verhält es sich im Schatten. Bei früherem Ergrünen sichern sich hier die Eschen das für die Entwicklung des Blattes erforderliche Lichtmass und die darauf folgende Assimilation wird begünstigt.

Bei dem allgemeinen Zuwachs passen sich die einzelnen Baumindividuen einander an. Die Ausscheidung, die hinsichtlich der Individuen stattgefunden hat, setzt sich bei der Zuspitzung des Kampfes um das Licht in Form von Ausmerzung gewisser Zweige an den übriggebliebenen Bäumen fort.

Die in der Krone vorsichgehende Reinigung, die durch den Einfluss verschiedener Faktoren zustande kommt, bewirkt, dass die Assimilation und die Atmungsintensität einen verhältnismässig gleichmässigen Verlauf in den verschiedenen Teilen des Blattwerkes der Esche haben kann.

Die Atmungsintensität der äusseren und inneren Blätter von *Fraxinus excelsior* geht aus Tab. 5 hervor.

Das dichtere Laubwerk bei gewissen Bäumen ist ein wichtiges Mittel im Kampf mit der Untervegetation, ein Kampfmittel, auf das die lichte und helle Krone von *Fraxinus excelsior* verzichten muss, um stattdessen durch rasches und starkes Höhenwachstum in gemischtem Bestand hochzukommen.

Tabelle 5. Die Atmungsintensität der äusseren und inneren Eschenblätter (nach HESSELMAN, 1904, S. 400).

Pflanze	Zeit	Versuchs- dauer	T°	Blatt- fläche cm ²	Trocken- gewicht	CO ₂ je cm ²	CO ₂ je cg	Verhält- nis ¹
<i>Fraxinus excelsior</i> äusseres Blatt	2. IX. 1899	3 Std.	16°	23.27	0.1749	0.0116	0.0154	1.50:1.00
<i>Fraxinus excelsior</i> inneres Blatt	„	3 Std.	11°	15.70	0.0926	0.0078	0.0139	1.11:1.00

Wasserreiser bildet die Esche in geschlossenem Bestande selten. In freier Stellung werden solche dagegen entwickelt. Auf Åland, wo die Eschenwiesen recht licht sind, kommen Wasserreiser vor, und zwar sogar mit starker Färbung fast über den ganzen Spross hin.

Meine Untersuchungen betreffend das Anpassungsvermögen der Esche scheinen somit zu zeigen:

1) Die jungen Blätter von *Fraxinus excelsior* werden gegen allzu starkes Licht teils durch die Knospenschuppen, teils durch die stark braunrote Färbung geschützt.

2) Diese Färbung verschwindet bei der Entwicklung der Blätter, sie kann aber durch Beschattung mit einem dünnen Lichtschirm (5 Tage) rascher zum Verschwinden gebracht werden. Auf stark besonnten Standorten wird jedoch die Braunfärbung in den Blattgelenken an den Befestigungspunkten, wo die Blattdrehung geschieht, lange beibehalten. Lichtmessungen im Botanischen Garten der Universität Helsingfors am 29. VI. 1936 erwiesen, dass die jungen rotgefärbten Endblättchen des zusammengesetzten Eschenblattes fast ebenso undurchsichtig waren wie ungefärbte ältere Endblättchen.

3) Mit Hilfe dieser Rotfärbung und einer beistarker Belichtung gegenüber der Einfallsrichtung des Lichtes schrägen Stellung erhalten die Blätter im Jugendstadium auch in starkem Licht die für die Entwicklung optimale Lichtmenge.

4) Bei vermindertem Licht drehen sich die Blätter und Blättchen dank der Beweglichkeit in den Befestigungsgelenken während der ganzen Assimilationszeit in eine vorteilhaftere Lichtlage, und die Schutzfarbe des Blattgelenkes verschwindet sehr spät.

¹ »In dieser Kolumne werden zuerst die Verhältnisse zwischen den Kohlen-säuremengen pro Blattfläche, dann pro Trockengewicht berechnet angegeben.« (HESSELMAN 1904, S. 400.)

5) Daher passen sich die Eschenblätter nicht nur der einzelnen Vegetationsperiode, sondern auch den Veränderungen des Lichtmasses während derselben an.

6) Da die Esche insbesondere in den 10 ersten Lebensjahren mit ihren dünnen grossen Blattspreiten wechselnde Lichtmengen auszunutzen imstande ist, findet keine schädliche Nachwirkung des Lichtes, die sich in der Entwicklung der Blätter zu Schatten- oder Lichtblättern auswirken könnte, auf den Verlauf der Assimilation statt.

7) Als schnell reagierende hochwüchsige Art kann die Esche durch das Kronengewölbe an das Licht dringen und scheint somit wie geschaffen zur Konkurrenzfähigkeit in einer stark wechselnden Umgebung innerhalb eines Lichtmasses bis zu 1/17 des Tageslichtes (während der ersten Zeit mit reichlichem Endosperm im Samen bis 1/90—1/120 des Tageslichtes).

DIE TEILWEISE MITWIRKUNG DES LICHTFAKTORS.

1. Der Lichtfaktor bei der Anreicherung des Bodens. Im Zusammenhang mit der Assimilation ist das Vorkommen genügender Nahrungsstoffe im Boden zu beachten. Da der Nahrungsfaktor in anderem Zusammenhang behandelt wird (S. 148—156), soll hier nur darauf hingewiesen werden, dass gedämpftes Licht für den Boden von Bedeutung ist. Die Vergrasung wird verhindert und mit vermehrter Feuchtigkeit werden auch die Bodenatmung und die Zersetzungsprozesse in der Streu begünstigt.

Künstliche Reiserbedeckung erhöht nach BORNEBUSCH (1923, S. 130) den Zuwachs bedeutend. Dieselbe Rolle spielt dichte Untervegetation. Wo diese infolge des Schattens von Sträuchern und Bäumen zum überwiegenden Teil aus Kräutern besteht und die Gräser somit spärlich sind, wird die Anreicherung des Bodens begünstigt. Die Jungeschen halten dort ebenso wie bei künstlicher Reiserbedeckung bis zu einem gewissen Lichtminimum aus, wie aus Punkt 1—7 der vorhergehenden Zusammenstellung (S. 52—53) hervorgeht.

2. Licht und Kronenform. Auch der Dickenzuwachs des Stammes spiegelt den Rhythmus im Leben des Baumes wider, da sich in dem auf einen günstigen Sommer folgenden Jahre mehr Holz bildet als nach einem schlechten Sommer. Aus demselben Grunde sind auch die Jahrestriebe verschieden lang und zwar sowohl die Haupt- wie die Seitenachse in Korrelation mit den übrigen Pflanzenteilen (vgl. die Tabellen 3a, 3b). Wo die Endsprosse lang sind, werden die Seitensprosse kurz und umgekehrt, was an der Esche *in dichtem Bestand und in freier Stellung* zu erkennen ist, denn in dichtem Bestand sterben die Seitensprosse ab und können infolgedessen den Endspross nicht mehr behindern. Jeder Spross hat eine Periode grossen Zuwachses. Da diese Periode

für jeden Spross bestimmt ist und da ausserdem korrelative Hemmungen anfangs von jedem Spross im Beginn des Zuwachses denjenigen der anderen zurückhalten, ist es verständlich, dass nur ein Sprossystem bei der Esche in einer bestimmten Zuwachsperiode am stärksten wächst. [Es sei hier erwähnt, dass die mittlersten Internodien des Sprosses und die mittleren Blätter und Fiederblättchen während ihrer verhältnismässig günstigen Zuwachsperiode am grössten sind.] Jeder Teil des Ganzen entwickelt sich somit nach einem bestimmten Organisationsplan. Die Fähigkeit der Esche, mit den übrigen Pflanzen konkurrieren zu können, ist letzten Endes ein Ergebnis der Geschwindigkeit im Nahrungsbereitungsprozess, im Zuwachs, in der Variabilität und ihrer Ausdauer unter den an einem gegebenen Standort vorhandenen Bedingungen.

Durch Einschränkung der Anzahl der Zweige entwickelt sich die für die Lichtausnutzung geeignetste Baumkrone. HESSELMAN (1904, S. 371) denkt in erster Linie an *Lichtmangel* sowie *Blütenbildung* als hemmende Faktoren.¹

Beschattung der unteren Eschenzweige macht sich an der Nordseite des Baumes mehr bemerkbar als an der Südseite. Dies hat einen asymmetrischen Kronenkegel mit Begünstigung der stärker belichteten Seite zur Folge. Die Sprosse verkümmern an der Unterseite des Baumes nicht direkt infolge Lichtmangel, sondern indirekt, weil die Knospen bereits durch den herabgesetzten Assimilationsvorgang in den Blättern ungünstig beeinflusst werden (LUNDEGÅRDH, 1916, S. 25). Dies gibt eine Erklärung für den bekannten Sachverhalt, dass die Weite des Kronenkegels nach den äusseren Bedingungen wechselt. Im Waldschatten aufgewachsene Bäume (Waldesche) sind viel spitzer als die freistehenden (Esche auf Weideland), was z. T. auf dem geringeren Lichtmass der basalen Sprosse beruhen dürfte.

Das wenige Licht, das die unteren Zweige erreicht, ermöglicht nur geringe Stoffproduktion und schwache Holzausbildung; S-förmige Zweige vertreten eine Übergangsform zu vollständigem Untergang in der in Frage stehenden unteren, der Astreinigung anheimgefallenen Kronenpartie. Dazu kommt ein anderer Umstand. Die Samenbildung ist bei der Esche entsprechend der lateralen Entstehungsweise der floralen Sprosse unten am reichlichsten. Bei vielen Sprossen habe ich festgestellt, wie jede Knospe an dem betreffenden

¹ Soweit aus meinen Untersuchungen Schlüsse gezogen werden können, ist ausser dem Licht und der Blütenbildung auch die *Temperatur in bemerkenswertem Grade für die Entwicklung der Knospen von Bedeutung. An der Nordgrenze von Fraxinus excelsior wirkt die Winterkälte auf das Leben der Knospen ein, so dass eine grosse Anzahl schwach entwickelter Knospen nicht früh genug zum Austreiben kommt, sondern im Frühling zurückbleibt und verkümmert. (Anders gestaltet sich das Verhältnis, wenn kräftigere konkurrierende Knospen entfernt werden. Dann können die Spätknospen auswachsen.) Diese Erscheinung wechselt nach dem Grad des Erfrierens von Sprossen und Knospen.*

Jahresabschnitt Blüten treibt, die zu ihrer Ausbildung beträchtliche Nahrungsmengen erfordern. Diese verbraucht die Esche auf dem unbelaubtem Zweige. Wenn die Blüten befruchtet sind, wird der Nahrungsstrom zur Fruchtausbildung und Befestigung des Fruchtsiels den floralen Teilen zugeleitet. Damit ist die Kraft des betreffenden Zweiges so erschöpft, dass die Blattknospe nur schwach treibt und die assimilierenden Blätter nicht genügend ausgebildet werden. Zwar gewinnt der Zweig dann freieren Zutritt zum Licht, was für die spärlichen Spaltöffnungen an den Früchten und für ihre Entwicklung von Bedeutung sein kann, aber die für das folgende Jahr bestimmten Knospen sind so verkümmert, dass sie nicht austreiben. Das Leben des Zweiges kann mit einer kräftigeren Fruchtbildung aufhören. Abb. 5 zeigt derartige abgestorbene Zweige.

Der verhältnismässig rasche Zuwachs bewirkt, dass gewisse Sprosse der Esche leicht in den Schatten geraten. Schon bei einer Beschattung, die nicht stärker ist, als dass Assimilation stattfindet, beginnt die Ausscheidung und der Abfall der Zweige. Auch bei älteren Individuen, bei denen die Reinigung der Krone weit vorgeschritten ist, lässt sich derselbe Vorgang erkennen. Es ist zu beachten, dass bei der Esche ebenso wie bei *Betula verrucosa* und *Sorbus aucuparia* die inneren Blätter kaum weniger mit Stärke angefüllt sind als die äusseren. Die Esche, Eberesche und Birke bilden nach HESSELMAN eine Gruppe, die durch eine gleichförmig verteilte Assimilations-tätigkeit in der Baumkrone gekennzeichnet ist.

3. Die Stammkrone der Waldesche. Im grossen und ganzen wächst die Esche auf geeigneten Standorten ziemlich rasch. Im Halbschatten in dichtem Mischbestand können wahrscheinlich nur die Eschen besser fortkommen, die Veranlagung zu hohem Wachstum haben. Sie geben ein ausgezeichnetes und wertvolles Nutzholz. Auf Åland (Svartsmara) erreichen die schlanken Waldeschen bis zu zwanzig Meter Höhe und weisen in einem Alter von ca. 70 Jahren einen Umfang von 120 cm Brusthöhe auf. Sie würden einen astfreien Schaft von ca. 10 m Länge ergeben. Die Dicke der Jahresringe wäre dann durchschnittlich etwas über 2 mm. Es ist jedoch zu beachten, dass die Wuchsstelle nur während der letzten 30 Jahre infolge Entwässerung günstig war.

Ähnliche Beobachtungen habe ich auf Åland (Eckerö, Torp) auf einem bewaldeten Moore gemacht, obgleich die Bäume sich wegen schlechter Entwässerung nicht voll entwickeln konnten. Während sich die Waldesche an diesen beiden Stellen in bezug auf Schlankheit und Formschönheit des Stammes fast mit mitteleuropäischen Exemplaren, ja sogar mit geradschäftigen Kiefern und Fichten vergleichen konnte, zeigten die Eschenexemplare an anderen Stellen auf Åland (Jomala, Ramsholm) eine breitere Kronenform (Esche auf Weideland); doch fanden sich auf Ramsholm Stämme, die einen astfreien Schaft von 8 m geben würden. Wahrscheinlich kommen diese Wald-

eschen als Modifikationen infolge von Seitendruck zustande. In Länmland auf Åland (Önningeby, dritte Landzunge nach Osten) erwies sich die Esche im Kampf mit den schlanken Birken als so schwächlich, dass sie kaum ihr eigenes Gewicht zu tragen vermochte, sondern sich stellenweise auf die benachbarten Bäume stützen musste. Das Lichtminimum der Esche war dort erreicht. Lichtmessungen zeigten $\frac{1}{20} - \frac{1}{30}$ des vollen Tageslichtes. Für den Forstmann sind die Waldeschen die besten Formen, wenn es darauf ankommt einen guten Ertrag zu erzielen.

4. Die Esche auf Weideland. Solange die Esche zunächst nur wenige Zweige hat, kann der Lichtbedarf leichter erfüllt werden und S-förmige Krümmung tritt nicht ein. Dies gilt in ausgeprägtem Masse für *Fraxinus excelsior* in freier Stellung. Auf Åland, Hogland, in Schweden und im Baltikum, wo man die Esche teils als Park- oder Alleebaum anpflanzt, teils auf Waldweiden in freier Stellung wachsen lässt, habe ich untersucht, in welcher Weise sie das Licht ausnutzt. Es ist zu beachten, dass der Boden unter solchen Verhältnissen leichter austrocknet. Die Jahrestriebe sind kurz und dick und sie verholzen rasch. Aber das Licht dringt von allen Seiten frei ein, so dass die Zweige geradlinig wachsen und infolge ihrer stärkeren und kürzeren Form ihre Last leichter tragen. Die S-förmige Krümmung tritt daher erst in einer späteren Periode an der Unterseite der Krone auf.

Viele Bäume werfen regelmässig vertrocknete Zweige ab. Dies kann durch mechanische Schäden verursacht sein, aber auch in der Natur der Art liegen. Die Ursache der Ablösung liegt im Holz, in dem eine trichterförmige, unverholzte Abtrennungsschicht aus zahlreichen Parenchymzellen vorkommt, die hauptsächlich aus schräg zum Bastteil des Zweiges führenden Markstrahlen besteht. Schon im Querschnitt durch die basale Unterlage der Eschenknospen habe ich gut entwickelte Abtrennungszonen gefunden. Eine solche Zone ist in verschiedenem Grade entwickelt, kommt aber bei allen Zweigen vor; dabei werden die am wenigsten widerstandsfähigen abgeworfen, worauf Korkbildung und Überwallung eintritt.¹ Die Zone von Parenchymzellen an der Basis der Knospe gibt dieser bei der Sprossstreckung und bei der ersten Anpassung an das Licht grösseren Spielraum.

¹ Ausserdem habe ich eine sehr leicht spaltende Schicht in der primären Rinde um die Knospen in den Blattachseln festgestellt. Bei den Versuchen mit stark wachsendem Stockausschlag (Bot. Garten, Helsingfors) war die Spannung infolge des Zuwachses so stark, dass die Rinde unter der obersten grössten Knospe bei den mittleren, am raschesten wachsenden Internodien gerissen war. Die bei Windstössen und Biegungen im Spross leicht klaffende Wunde heilte dann durch Korkbildung in 1—2 Wochen.

Auf offenem Gelände wirkt das Sonnenlicht allmählich austrocknend. Das Wachstum wird eingestellt. Infolge der kurzen Internodien bilden sich mehrere kräftige Knospen in der Nähe der Sprossspitze. Im nächsten Frühjahr konkurrieren diese mit der Terminalknospe und die Krone wird ballonförmig. Der Einfluss des trockenen Bodens zeigt sich dann in der Bildung von groben Nebenzweigen, die sich Jahr für Jahr häufen, so dass »Zweigkränze« von der Wurzel nach der Spitze zu »Stockwerke« bilden und gleichzeitig das Alter des Baumes angeben. Die runde oder ovale Wuchsform der Esche auf Weideland ist ein Resultat des Wasser-, Wind- und Lichtfaktors. In geschützter Lage an Abhängen wird die Esche ausladend, sobald sie über den Schutz hinausgewachsen ist. Die Esche auf Weideland verleiht dem Landschaftsbild dann ein parkartiges Gepräge, besonders auf Ufergelände; sie ist oft im Ostseegebiet sowie in den mitteleuropäischen Gebirgsgegenden zu finden.

B. Der Windfaktor.

1. Die Kronenreinigung. Für die Kronenreinigung von Eschenbeständen spielt der Wind ebenfalls eine grosse Rolle. Dass der Wind an exponierten Stellen dichteres Zweigwerk als an windgeschützten Bäumen hervorruft, ist eine bekannte Tatsache. Die runde oder ovale Krone der Esche auf Weideland beleuchtet nur eine allgemeine Erscheinung, die bei mehreren Holzarten zu beobachten ist. Umgekehrt haben die geschützten Waldeschen wenige Äste mit grösseren Zwischenräumen.

Die Blätter und kleinen Zweige der Esche werden auf offenen, exponierten Standorten und auf den Schären leicht durch Windstösse gebrochen. An der Nordgrenze in Finnland beenden junge Eschenschösslinge die Streckung der Jahrestriebe erst nach ca. 40—42 Tagen, d. h. Mitte Juli, im Schulgarten in Jakobstad am 1. August, wenn nur die Bodenfeuchtigkeit einen so langdauernden Zuwachs ermöglicht. Erst danach tritt stärkere Verholzung und Widerstand gegen Seitendruck ein. Da die Esche hohen Feuchtigkeitsgehalt der Luft verlangt, sucht sie Ufergewässer auf, wo sie dem schädigenden Einfluss der Winde ausgesetzt ist. In den späteren Jahren ist sie weniger empfindlich, dagegen leiden jüngere Bestände unter Wind insofern, als die langen, biegsamen Stämme leicht in starke Schwingung versetzt werden, wodurch die Krone beschädigt wird und an den Stämmen Verwundungen entstehen, so dass leicht Pilzbefall stattfindet. *Mischkulturen sind darum im Waldbau schon wegen des Windschutzes zu empfehlen.*

Stärkerer Wind schadet den schwächtigen Zweigen der Krone bedeutend. Bei dem Sturm im Ostseegebiet am 10. Juli 1931 zeigten die kleinen Eschenzweige, Blätter und Früchte, die auf Långskär in Vårdö (Åland) den Boden unter dem Eschenbestand wie ein Teppich bedeckten, wie empfindlich die

Esche zu dieser Zeit ist. Schätzungsweise dürften in dem betreffenden Fall bis zur Hälfte der Früchte und viele Jahrestriebe von *Fraxinus excelsior* in den exponiertesten Randzonen abgefallen sein. Auf Åland sind Stürme im Juli nicht selten (vgl. JOHANSSON, 1917, S. 266).¹

Infolge von Winddruck entwickeln die Bäume an der Küste und an besonders windigen Stellen eine breitere Krone als im Binnenland. In dem grossen Inselgebiet von Åland sind somit die Eschen ausladend und struppig. Die Gipfeltriebe widerstehen dem Sturm dann leichter als die Seitenzweige und gegen den Wind gerichteten Seitensprosse. In Felsenspalten und auf Felsabsätzen scheint das kritische Niveau gegen Wind in derselben Ebene wie der Scheitel des schützenden Felsens zu liegen. Nur langsam kann sich eine lebendige Schutzmauer gegen Wind im ansteigenden Profil auf grösseren Flächen entwickeln. Der Steigungswinkel zwischen der Horizontalebene und der Linie des Kronendaches ist eine Funktion der an der betreffenden Stelle herrschenden Windstärke.

2. *Asymmetrie der Krone.* Die Asymmetrie der Krone des freistehenden Baumes kommt bei den Strandeschen auf Åland nicht allein durch die verschiedenartige Lichtmenge, sondern auch durch den Wind zustande. Obgleich die Jungesche eine orthotrope, rasch an Höhe zunehmende Hauptachse und plagiotrope Seitenzweige aufweist, kann diese Hauptachse im frühen Stadium durch die austrocknende Wirkung des Windes zerstört werden und eine strauchartige Wuchsform entstehen.²

¹ Windschäden in einer solchen Form, dass die Astgabelung in der Rinde und teilweise auch im Holze gesprungen ist, wobei der Saft im Vorsommer ausgeflossen ist, habe ich oft an windausgesetzten Standorten beobachtet. Dieselbe Erscheinung habe ich auch beim Ahorn gefunden.

² Die Entstehung eines derartigen »Pseudostrauches« bei der Esche wird ausser durch klimatische und edaphische Faktoren auch durch Angriffe von Tieren und Mikroorganismen verursacht, durch welche die Terminalknospen wiederholt zerstört werden. Hier ist ausserdem die Winterkälte zusammen mit der austrocknenden Wirkung des Windes zu beachten. Die Zerstörung kann sich dann bis auf die Sprosse mehrerer vorhergehender Jahre erstrecken. Auf Åland (Kökar, Brunskär) habe ich einen 105 cm langen erfrorenen Gipfelteil beobachtet, welcher einen 6-jährigen Sprosszuwachs hatte. Dieser war durch einen einzigen strengeren Winter zerstört worden, weil der Gipfel über die Kante des schützenden Felsens emporgewachsen war. Dieser »Pseudostrauch« führte ein kümmerndes Leben (gleichzeitig von blattfressenden Insekten angegriffen). Zahlreiche ähnliche Fälle in dem für die Esche klimatologisch ungeeigneten Teil von Åland (Süd-Sottunga und Brändö) sowie in der Aussenschärenzone in anderen Gebieten habe ich vermerkt. Der Vorgang wird dadurch verschlimmert, dass die oberste schützende Schicht der Vegetation an derartigen windexponierten Stellen niedrig liegt und die hochwachsende Esche dem

Die Amplituden der Sonnen- und Wärmestrahlung sind an den hier in Frage kommenden offenen Eschenstellen oft gross, was zusammen mit der Bodentrockenheit, dem Fehlen einer schützenden Schneedecke und tiefem Bodenfrost zur Windaustrocknung der Gipfelsprosse beiträgt. Zum Teil dieselben Schwierigkeiten hat die Esche auf Geröll, Felsen und auf Standorten mit hohem Grundwasserstand, durch den die von der Wurzel erreichbare Bodenschicht verringert und die Nahrungszufuhr eingeschränkt wird. Beispiele dafür habe ich auf Åland, in Dänemark, in der Schweiz, in Italien, in der Tschechoslowakei, in Polen und im Baltikum gefunden.

Schon im vorhergehenden Abschnitt sind einige Faktoren, die das Fortkommen der Esche hemmen, angeführt worden. Da der Zuwachs nur bei Wasserzufuhr vorsichgeht, ruft die durch zunehmendes Laubwerk vergrösserte Transpiration unter gewissen Umständen leicht eine gesteigerte Windaustrocknung hervor. Die hydrotropische Natur der Wurzel setzt sie instand, die feuchten Stellen innerhalb der Wurzelsphäre aufzufinden. Das Freistellen von Bäumen, die früher in dichten Beständen wuchsen, führt daher aus verschiedenen Gründen (sowohl infolge gesteigerter Verdunstung wie mechanischen Windeinflusses) zu einem starken Wurzelzuwachs, der dem Ertrag nicht zugutekommt. Nur bei hohem Wassergehalt im Boden bleibt das Wurzelsystem kleiner und entwickeln sich die Assimilationsorgane gut. (Hierbei spielen jedoch der Kalkgehalt des Bodens sowie seine physikalische Beschaffenheit — z. B. gute Durchlüftung — eine grosse Rolle. Diese verschiedenen Faktoren können zu zweien oder mehreren zusammen in bestimmter Richtung wirken. Wo sie in hohem Grade die Lebensfunktionen der Esche hemmen, fällt diese immer mehr der zerstörenden Wirkung der äusseren physikalischen Kräfte anheim.) Wenn physikalische Kräfte wie der Wind zu einer hinsichtlich der Kapazität der Wurzel allzu hohen Transpiration führen, gehen die Gipfeltriebe dem Untergang entgegen. Während der Zuwachs im Jugendstadium durch rasche Längenstreckung gekennzeichnet ist, bei der die Entwicklung der Seitenzweige korrelativ gehemmt wird, macht sich das zunehmende Alter durch grössere Aktivität in den Seitenzweigen geltend. Jeder äussere Faktor, der den Gipfelzuwachs hemmt, begünstigt also indirekt die Seitenentwicklung. Die Seitenzweige, von korrelativen Hemmungen befreit,

Angriff des Windes ausgesetzt wird. Die Schäden können dann auch die inneren Teile der Krone treffen.

BUSSE (1910) unterscheidet drei Arten von Rissen bei verschiedenen Bäumen u. a. auch der Esche: 1) Frostrisse zwischen zwei Wurzeln, radiär, durch Kälte und Wind verursacht; sie werden durch eine keilförmige Leiste längs des Stammes geheilt. 2) Ringrisse, die mit den Jahresringen in der Wurzel parallel laufen, durch Wind verursacht. 3) Kernrisse, die radiär wie die Frostrisse verlaufen, aber mitten im Stamm am breitesten werden, durch starke Austrocknung und Wind hervorgerufen.

gehen unter Lichtbegünstigung zu orthotropem Wachstum in Konkurrenz mit den Gipfelsprossen über. Das Laubwerk hat dann seine maximale Entwicklung erreicht, und die Wurzel kann den Bedarf an Transpirationswasser kaum befriedigen. *Da der Wind die Verdunstung im Gipfel stark beschleunigt, fallen die Sprosse hier während eines trockenen Sommers langsamer Vertrocknung anheim; gipfeldürre Sprosse findet man daher hier in auffällender Menge.* Ebenso gefährlich wie zu grosse Trockenheit für die auf trockeneren Böden wachsenden Eschen sind zu reichliche Niederschläge. Die Esche wächst oft in Senken, in denen das Grundwasser steigen kann. *Das stagnierende Grundwasser veranlasst dann leicht zunehmende Azidität im Boden oder unvollständige Durchlüftung, welche die Wurzelsphäre der Esche einschränken, einen Teil der Wurzel ausser Funktion setzen mit der Folge, dass wie auf trockenem Boden Wassermangel in der Krone eintritt.* Beispiele von Eckerö (Torp, Åland) und aus Südseeland (Dänemark) zeigen, wie bei jungen Eschen im Alter von 50 Jahren durch Steigen des Grundwasserstandes ein sukzessives Absterben des Gipfels eintritt und zwar umso mehr, je weiter die Eschen draussen am Gehänge nach dem Sumpfboden zu standen. Mitten im Moor (Kohave, Söndermarks Haus, Südseeland) waren die Eschen abgestorben. Hier hatte der Grundwasserstand die Alterssymptome beschleunigt, aber bei einigen Gehöften in einer Entfernung von $\frac{1}{2}$ km von der genannten Moorsenke in Dänemark waren die Gipfel vertrocknet, trotzdem die Stelle guten Ackerboden aufwies. Hier dürfte die Bodentrockenheit zusammen mit dem über die ungeschützten Äcker dahinstreichenden Wind von dem kaum 1 km westlich gelegenen Belt für das Absterben der Gipfel entscheidend gewesen sein. Der Wind kann also, wenn noch andere ungünstige Faktoren hinzukommen, den Gipfel hoher Eschen leicht zerstören.

3. »Stockwerke«. Neusprosse von schlafenden Knospen entstehen an einzelnen Stellen unter den trockenen Gipfeln. Auf dem oben genannten Moor in Dänemark hatten diese Neusprosse nach der Moorentwässerung eine neue sekundäre Krone in einem oder zwei »Stockwerken« gebildet, welche aber die höher gelegenen Stammteile nicht vor Vertrocknung schützen konnten.

Da die Heilung bei zunehmendem Alter langsamer, oft sogar unvollständig vorsieht, werden die Wunden gefährliche Angriffsstellen für Parasiten. Bei der Esche heilen die Wunden verhältnismässig rasch. Da jedoch das Holz leicht dadurch vermorscht, dass der Kallusring eine schräg aufwärts gerichtete, becherartige Form nach Aufästung und Zweigabfall bildet, geben Regenwasser und Feuchtigkeit einen guten Keimboden für Bakterien; ja sogar Keimlinge (*Acer platanoides*) und Gras findet man auf Eschen. Infolgedessen erhält das Kernholz eine braune Färbung, und verfault bei älteren Bäumen

zu einer unangenehm riechenden Masse. Mit dem Zuwachsbohrer lässt sich die Ausbreitungsrichtung der Stockfäule unterhalb und oberhalb der ursprünglichen Wunde leicht verfolgen. *Da die Kernfäule sich schneller abwärts zu verbreiten scheint, sind die Astschäden und die durch Windreibung an den Zweigen entstandenen Schäden forstwirtschaftlich sehr nachteilig. Solche Astschäden entstehen leicht in Form von unbedeutenden Rissen bei mechanischem Druck an den spröden Befestigungsstellen der Zweige. Der im Frühjahr in den Gabelungen hervorsickernde Saft deutet in einem frühen Stadium auf solche Schäden hin, die dann bei Belastung in einem späteren Jahr zu Kernfäule und zum Abfallen des Zweiges führen.*

Selten hat man Gelegenheit, die äusseren Faktoren so gegeneinander abgewogen anzutreffen, dass Idealstammformen vorkommen. Auch als Parkbaum weist die Esche oft eine zu reichliche Verzweigung auf (vgl. die Esche auf Weideland).

Der Höhenzuwachs hört infolge verschiedener Umstände auf. Beginnendes Ausladen scheint den Zeitpunkt für den Übergang der Esche in das zweite Entwicklungsstadium zu bezeichnen. Die Länge des Schaftteiles ist daher davon abhängig, wie lange die Astbildung als Folge des Schutzes gegen den Wind verhindert werden kann.

Wenn die Esche in freier Stellung ein grosses Ausladungsvermögen besitzt, scheint dies durch äussere Faktoren bewirkt zu sein, die durch Förderung des Seitenzuwachses dem eigentlichen Höhenwachstum eine Grenze setzen: die bekannten Standortsmodifikationen entstehen, die hier als *Waldesche, Esche auf Weideland* und *strauchförmige Uferesche* bezeichnet werden.

4. *Ästigkeit*. Bei Seitenästen beginnt die Verzweigung in ein plagiotropisches System sehr früh, aber bei der Hauptachse ist dieses Bestreben wegen des raschen Höhenzuwachses noch lange rückständig. Die Ästigkeit kommt zum Vorschein, wenn der Höhentrieb in einem frühen Stadium beschädigt wird: die beiden Seitensprosse wachsen dann statt dessen auf und bilden einen zweiästigen Stamm, dessen beide Teile fortgesetzt rasches Höhenwachstum aufweisen. In einzelnen Fällen können auch drei oder vier Seitensprosse infolge des Absterbens der Hauptachse gleich stark sich entwickeln. Dabei wachsen die beiden obersten und die eine oder die beiden unteren Knospen aus.

Bei flachgründigem Boden in trockener und freier Lage stellte ich fest, dass die beiden obersten Seitenknospenpaare in der Regel so starke Sprosse bilden, dass sie mit der Hauptachse wetteifern. Auf Hogland habe ich solche Eschen im Alter von 10 Jahren untersucht. Sie hatten kurze, dicke Zweige und infolge der im Verhältnis zu den kräftigen Seitensprossen

kurzen Jahrestriebe der Hauptachse näherte sich die Krone der Kugelform.¹

Wo die Wasserzufuhr bei der Entwicklung des Laubwerkes knapp ist, muss sich einmal der Zeitpunkt einstellen, wo der Transpirationsverlust infolge des Windes durch die von der Wurzel zugeführte Wassermenge eben noch gedeckt wird. Der obere Teil transpiriert stärker als der untere, und zwar um soviel mehr, wie der Licht- und Windeinfluss sich dort geltend macht. Bei Sturm wird das Verhältnis noch stärker verändert. Da das Blatt unter Wassermangel leidet, steigt die Temperatur in ihm (LUNDEGÅRDH, 1916). Dies kann zu teilweiser Vertrocknung führen; die Ränder werden dann braun-gebrannt. Ihre Assimilationstätigkeit wird herabgesetzt, was wiederum auf das Zuwachsvermögen des Sprosses einwirkt. Der Wind scheint an Ufern eine Strauchfront hervorzurufen, die meist durch die austrocknende Wirkung des Windes und die durch sie veranlasste kurze Sprosslänge und Vielästigkeit bedingt ist. *Diese hier geschilderten Wuchsvorgänge sind von grosser Bedeutung für die Esche, weil sie an den Ufern neben Alnus glutinosa den Sturm auffängt.*

5. Strauchförmige Ufereschen. An Küsten, die nicht durch vorgelagerte Inseln geschützt sind, trocknen die Gipfel leicht aus und sterben ab, so dass die Esche eine strauchartige Wuchsform annimmt, während sie weiter landeinwärts durch andere Vegetation gegen den Wind geschützt wird.

Wo sich die Gipfel der Esche über die Baumvegetation oder den Felsenrand erheben, sind sie an der Nordgrenze des Verbreitungsgebietes ausgetrocknet, z. B. auf Åland in Brändö und Sottunga. Dies ist meist auf den Einfluss des Windes zurückzuführen. Dasselbe ist auch bei *Populus tremula* der Fall, die an trockneren Stellen, meist weiter aufwärts oberhalb der Standorte der Esche wächst. Auf Idö (Åland) waren z. B. die Gipfel der Espe schräg aufwärts in der Lee-Linie der Eschengipfel durch den Wind abgeflacht. Während die Bäume entlaubt sind, sind die Angriffsflächen weniger empfindlich. Daher ist die Beschädigung der Gipfel im Frühjahr wegen der neugebildeten zarten Blätter am gefährlichsten. Je mehr die Krone zerstört wird, desto stärkere Generationsprozesse treten bei der Esche auf mit typischer Strauchbildung, wie sie für die Aussenschärenzone Ålands charakteristisch ist (Abb. 6).

In geschlossenem Bestand liegt die kritische Höhengrenze oberhalb des

¹ Bei diesen jungen Exemplaren von *Fraxinus excelsior* konnte die Blüte, die erst in einem Alter von 20 Jahren einsetzt, keine Rolle spielen, soweit es sich um den Höhenzuwachs handelt. Die meisten Hauptsprosse halten sich auch länger frei von Blütenbildung. Bei jungen Eschen beginnt die Blütenbildung unten und schreitet mit zunehmendem Alter aufwärts fort.

gemeinsamen Kronendaches, innerhalb des Bestandes dagegen findet die Esche Schutz. Auf sonnigen Weiden wird die Transpiration durch den Wind in hohem Grade beschleunigt. Es bilden sich dort ebenso wie am Strande leichter strauchförmige Eschen, da die Krone sich wie bei freistehenden Bäumen am Waldrand in die Breite entwickelt. Die grössere Lichtmenge, welche die basalen Teile erhalten, bewirkt, dass diese funktionstauglich bleiben, was korrelativ hemmend auf das Höhenwachstum einwirken dürfte (LUNDEGÅRDH, 1916, S. 44).

6. Zusammenfassung. Der Wind (neben Sonne, Frost und Insektenschäden) trägt dazu bei, eine struppige Wuchsform der Esche hervorzurufen. Wenn nämlich ein Hauptzweig infolge Beschädigung im Zuwachs stagniert oder abstirbt, wachsen die seitlichen Zweige mehr oder weniger orthotropisch, wobei der in freierer Stellung stehende Spross schneller wächst. Die kurze und dichte Sprossbildung lässt die Blätter bei Sonnenstrahlung und Wind Deckung und Schutz beieinander suchen. Vorspringende Sprosse vertrocknen leicht und die Krone wächst allseitig in Kugelform.

Während Wind (Sonne und Insektenschäden) an exponierten Stellen den Bäumen ein niedriges, gedrücktes und struppiges Aussehen verleiht, bildet sich im Gegensatz dazu an windgeschützten Stellen ein schmaler und lichter Kronenkegel. Diese genetisch bedingte Tendenz zu hoher Wuchsform (*excellentior!*) findet sich bei der Esche in ihren klimatologischen Grenzgebieten *nur im Schutze anderer winterharter Bestände*, wo sie nicht in Kugelform zu kämpfen braucht, sondern *im Windschutz mit ihrem von Natur schlanken Wuchs durch das Kronengewölbe die Sonnen- und Lichtmenge erreichen kann, deren sie bedarf*. Die Wuchsart führt dann zu einer verhältnismässig *späten Ausbildung der Krone in die Breite und meist zu später Samenbildung*.

C. Der Temperaturfaktor.

Die Vegetation ist ein Indikator des Klimas. Mit geschulten Augen kann man aus dem allgemeinen Aussehen der Pflanzendecke wie auch aus dem Vorkommen bestimmter Pflanzen und Pflanzentypen Schlüsse auf Wärme und Niederschlagsmenge. Auftreten von Trocken- und Regenzeiten usw. ziehen (KÖPPEN, 1918, S. 247), und zwar mit einer Bestimmtheit, die in vielen Fällen die lebenden Pflanzen zu einem empfindlicheren Instrument als die Messapparate macht. Meist sind die meteorologischen Angaben weniger brauchbar, da sie Durchschnittswerte darstellen, während die Pflanzen oft von den Extremen abhängig sind und in einem Mikroklima leben, das von dem errechneten Mittelwert abweicht. Nur in groben Zügen kann man daher die klimatologischen Bedingungen der Pflanzen ermitteln.

1. Die Belaubung. Mit dem Beginn der Frühlingswärme belauben sich die Bäume nach ihren spezifischen Bedingungen. Bei *Fagus silvatica* wird das Öffnen der Knospen mehr durch starken Temperaturwechsel als durch gleichmässig hohe Temperatur verursacht. Bei *Fraxinus excelsior* ist dies anders, denn die Esche belaubt sich erst nach einigen wärmeren Tagen und Nächten. Die jungen Eschenblätter sind nämlich sehr empfindlich gegen Frostschäden, was man gut in den peripherisch gelegenen Teilen Ålands sehen kann, wenn die Temperatur dort nach der Blattbildung Anfang Juni bis auf 0° sinkt. Da kühle Gebirgsgegenden mit den nördlichen Grenzgebieten der Esche vergleichbare Standorte bilden, sei im folgenden ein alpiner Eschenstandort gemustert.

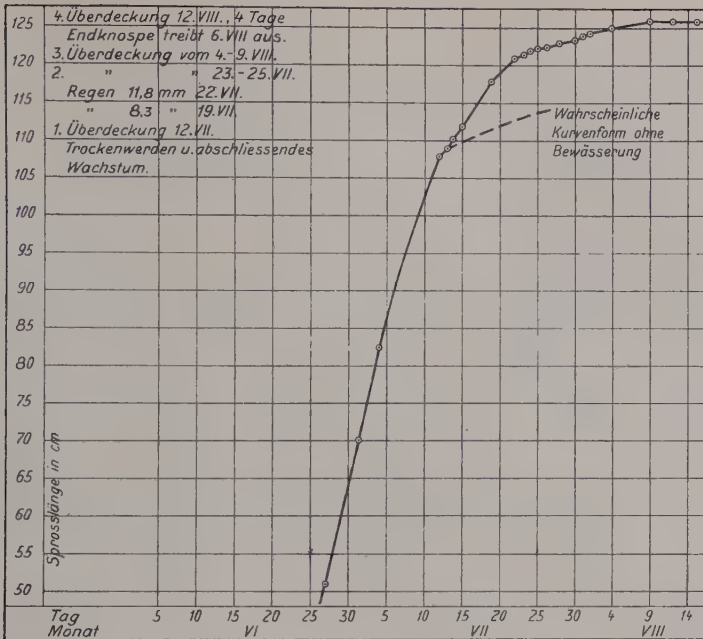
Nach ENGLER (1911, S. 152) öffneten sich die jungen Eschen *unter Schirm* und *im Freien* in Adlisberg in der Schweiz am 15. bzw. 17., die alten Bäume dagegen erst am 28. April 1902.¹ Die meteorologischen Tabellen für diesen Ort zeigen, dass dem Öffnen der Knospen jedesmal eine Reihe von warmen Tagen und Nächten vorherging. ENGLER macht für die Jahre 1904 (1911, S. 152), 1905 (1911, S. 154), 1908 (1911, S. 155) und 1910 (1911, S. 156) solche Angaben. Temperaturveränderungen fördern die Belaubung der Esche, soweit die Temperatur nicht bis auf Null oder darunter sinkt.

Für die Bildung der Blätter und ihre weitere Entwicklung ist die Nachttemperatur entscheidend. Wenn mehrere kalte Nächte eintreten, stagniert die Entwicklung. Sind dagegen die Nächte warm, so ist der Zuwachs gleichmässiger.

Diagr. 2 zeigt die Zuwachskurve (Bot. Garten, Helsingfors) im Anfangsstadium als gleichmässig steigende Linie. (siehe S. 99—102; vgl. auch Tab. 3a u. 3b, S. 19.)

Da Erwärmung der Knospe erforderlich ist, sind zunächst die roten Strahlen im Spektrum ausschlaggebend (ENGLER, 1911, S. 158). Die dünneren

¹ Adlisberg liegt 676 m ü. d. M. unweit Zürich. Die Alpen mit ihrer Kältereseerve wirken in der Nacht und am Morgen stark abkühlend. Hier lässt sich also die Bedeutung der Klimaübergänge für das Öffnen der Knospen gut studieren, jedenfalls besser als im Flachlande. Die Bodenproben, die ich in Adlisberg und in den benachbarten Wäldern mit Beimischung von Esche genommen habe, deuten auf gute Böden mit hohen pH-Zahlen, vergleichbar den Verhältnissen im Baltikum und auf Åland. (Der Boden ist somit in diesen Fällen gleichmässig gut und daher leichter zu untersuchen.) Noch schärfer tritt diese Möglichkeit zu Vergleichen in den kühlen Gebirgstälern der Alpen hervor. Bei Flüelen an der Südostecke des Vierwaldstätter Sees liegt der Eggberg, der mit 30° steilem W-Hang zum See abfällt (nach Andrees Atlas 437 m ü. d. M.). Die Esche steigt hier in den Tälern und an den Hängen kaum 100 m über den Seespiegel empor. In Flüelen waren die klimatologischen Verhältnisse für die Esche ebenso ungünstig wie in der äussersten peripherischen Eschenzone auf den mittelgrossen Inseln Ålands. Wie in der Schweiz sich die schneebedeckten Alpengipfel der Ausbreitung der Esche in den Tälern aufwärts entgegenstellen, wirkt auf Åland die kalte Meerestemperatur hemmend.



Diagr. 2. Sprosszuwachs der Esche. Im Zusammenhang mit der Sprosszuwachskurve ist daran zu erinnern, dass eine ziemlich gleichmässige Wärme herrschte, bis der ebene Boden auf dem Felsgrund durchgetrocknet war, wodurch das Aufhören des Zuwachses am 12. VII. 1935 veranlasst wurde. Nun wurde eine erste Bewässerung und Überdeckung während 24 Stunden vorgenommen; Regenfälle (am 19. VII. 8,3 mm und am 22. VII. 11,8 mm) steigerten die Feuchtigkeit und eine zweite Überdeckung und Umhüllung (23. VII.—25. VII.) wurde vorgenommen. An zwei Tagen nahm die Feuchtigkeit unter dem Schirm zu. Als der Zuwachs wieder abzunehmen schien, wurde eine dritte und länger dauernde Überdeckung und Umhüllung (4. VIII.—9. VIII.) vorgenommen, worauf die Höhe, wie das Steigen der Kurve zeigt, zunahm. Die Endknospe trieb am 6. VIII. aus und gab eine kurze Längenzunahme. Während einer vierten Überdeckung vom 12.—16. VIII. hörte der Zuwachs für die betreffende Sommerperiode endgültig auf. Die erhöhte Feuchtigkeit bei Überdeckung vermochte, wie es scheint, den Zuwachs eine gewisse Zeit über die gewöhnliche Längenwachstumsperiode hinaus aufrecht zu erhalten.

Der Mechanismus der Spaltöffnungen ist von der Wasserreserve der Pflanzen abhängig. Während der trockenen, abnehmenden Zuwachspenoden wurde die Weite der Spaltöffnungen regelmässig beobachtet. Die meisten Spaltöffnungen waren geschlossen, nur einzelne zeigten eine unbedeutende Öffnung.

Die transpirierte Wassermenge bei *Fraxinus excelsior* lässt sich nicht so leicht feststellen, da die einzige theoretisch einwandfreie Methode durch Wägung bei Bäumen auf natürlichen Standorten nicht angewandt werden kann. Abgeschnittene Zweige transpirieren in ganz anderer Weise als solche auf der Mutterpflanze.

Knospenschuppen der mehr nach innen und unten in der Krone gelegenen Schattenknospen bewirken, dass die Wärme sich rascher geltend macht, wodurch die dünnen Schattenknospen früher als die dickschuppigen Lichtknospen anschwellen. Auf Grund der morphologischen Eigenschaften der Knospen kann man daher verstehen, warum die Esche (ebenso wie viele andere Bäume und Sträucher) sich von unten und innen her in der Richtung gegen den Gipfel und die Peripherie der Krone belaubt.

Die kurze, stumpfkegelförmige Eschenknospe hat 4—6 kreuzweise gegenüberstehende, lederartige Deckschuppen, die bei der Schwellung der Knospe nur unbedeutend verlängert werden, bald erschlaffen und sich öffnen. Dadurch verliert die Esche den Schutz für die inneren Teile der Knospe, und die Frostgefahr wird erhöht. Unter diesen Umständen ist es für die Esche vorteilhaft, dass die Belaubung an ihrer Nordgrenze und vor allem in mehr maritimen Gegenden während Regenperioden eintritt. In der dabei herrschenden warmen und feuchten Luft entwickeln sich die Knospen schnell, wie z. B. in der ersten Juniwoche 1935 in Helsingfors. Derartige Niederschläge mit Temperaturerhöhung beschleunigen die Belaubung im Norden ebenso wie in den Gebirgstälern der Alpen (Föhnwinde).

2. Künstliches Austreiben von Knospen. Dem Blumen und Baumzüchter ist es wohlbekannt, dass man durch besondere Eingriffe das Treiben der Knospen beschleunigen kann. So kommen beispielsweise warme Bäder, Salzlösungen und Narkose zur Anwendung.

LAKON (1913) hat nachgewiesen, dass Knospen schon im Oktober, November und Dezember während der eigentlichen Ruhezeit austreiben. Bei *Fagus silvatica*, *Fraxinus excelsior* und *Quercus*-Arten ist die Ruheperiode aber nur mittels verschiedener Verfahren zur Beschleunigung eines früheren Austreibens etwas verkürzbar; bei *Quercus robur* ist sie nicht so fixiert wie bei *Fagus* und *Fraxinus*. Bei der Esche treiben nur einige Knospen Anfang Februar (sowohl in Wasser als auch in besonderen Lösungen).

Licht und Nährsalzlösungen verkürzen die Winterruhe. Ob derartige äussere Faktoren auch die erblich bestimmte Ruheperiode bei diesen aufheben können, ist damit jedoch noch nicht gesagt (KÜHN, 1917, S. 7, 9, 15).

Schon 1890 zeigte FISCHER, dass die Auflösung von Stärke im Herbst und ihre Regeneration im Frühjahr nicht allein von der Temperatur, sondern auch von einer gewissen erblichen Periodizität gewisser Eigenschaften des Protoplasmas abhängt. Im Frühjahr, wenn die Temperatur das Minimum für die Regeneration überstiegen hat, kann die Stärke regeneriert werden und die Knospen können erst dann austreiben, wenn in ihnen die Stärkeumwandlung einen gewissen Umfang erreicht hat. Der letztere Umstand ist hier von umso grösserer Bedeutung, als *Fraxinus excelsior*, soweit es sich um die Art und Weise,

wie Stoff während des Winters aufbewahrt wird, handelt, in ausgeprägtem Mass zu der letzteren der beiden Hauptgruppen »Fettbaum« und »Stärkebaum« gehört und in den Knospen sowie deren nächster Umgebung grosse Mengen von Wintervorrat aufbewahrt. Für die Erwärmung der Knospen im Frühjahr dürfte dann ihre intensive schwarzbraune Farbe von Bedeutung sein.

Bei den Versuchen, die ich im Winter mit Eschenknospen angestellt habe, kam es mir darauf an zu ermitteln, wie weit die Knospen nur durch den Vorrat an aufgespeicherter Reservenahrung in ihren basalen Teilen austreiben können. Die 11 abgeschnittenen Zweigspitzen von ca. 60 cm Länge wurden am 15. März in ein Gefäss mit Wasser von $+ 3^{\circ}\text{C}$ gestellt, das langsam Zimmertemperatur von 18°C annahm. Das Wasser war Leitungswasser aus Sandboden; das pH betrug 6.8. Das Wasser stand 30 cm hoch, d. h. es bedeckte über die Hälfte der abgeschnittenen Zweige.

Nachdem die Zweige 6 Wochen an einem nach Süden gehenden Fenster in Zimmertemperatur gestanden hatten, trieben am 28. April 6 Knospen aus, also 5—6 Wochen früher als im Freien in Jakobstad. In einer Woche erreichten die kleinen treibenden Sprosse ihre endgültige Grösse und hielten sich so ca. 2 Wochen lang, worauf sie verschrumpften und verwelkten. Die Sprosslänge war 1 cm und das grösste Blatt jeder Knospe etwa 6.5 cm lang, die 2—3 anderen Blätter jeder Knospe waren klein, 1—3 cm lang. Kontrollversuche mit aqu. dest. und abgeschirmtem Licht gaben ungefähr das gleiche Resultat, aber das grösste Blatt etwa 10 cm lang. Die ungleiche Blattgrösse scheint mehr auf die verschiedene Knospengrösse zurückzuführen zu sein als auf die CO_2 -Assimilation im Licht. Dreijährige Versuchsreihen liegen vor (Abb. 7).

So lange hatte, wie es scheint, hauptsächlich die Reservenahrung Sprosse zu treiben vermocht.¹ Die weitere Untersuchung zeigte, dass sowohl das Kambium wie auch die Rinde zwischen den Sprossen braungefärbt und absterbend waren. Die Lentizellen der Rinde waren, während die Sprosse

¹ Ich habe auch an durch Insektenfrass früh entlaubten Eschenzweigen beobachtet, dass für das folgende Jahr bestimmte Endknospen infolge des durch frühe Entlaubung eingetretenen Stillstandes in demselben Sommer rasch ausgetrieben.

Bei Abschneiden oder Verstümmelung kräftigerer Sprosse im Herbst treiben nach meinen Beobachtungen die nächsttieferen zwei Knospen so kräftige Sprosse, dass die Blätter und ihre axillaren Knospen sich gleichzeitig entwickeln.

Bei Verstümmelung eines Jahrestriebes noch während des Sommerzuwachses im Botanischen Garten in Helsingfors am 25. Juni öffneten sich die axillaren Knospen eine Woche später und trieben 25 cm lange Sprosse. Diese Erscheinung ist insofern bemerkenswert, als sie zeigt, dass auch in dieser Hinsicht die Esche lebhaft reagiert, bevor sie ihre lange Winterruhe beginnt. Hinsichtlich des Austreibens mit Azetylen, NH_3 -Dämpfen, Dosierung und Zeit siehe Tabulae Biol. Bd. V., S. 396, 408.

lebten, an denjenigen Teilen der Zweige, die sich im Wasser befanden, stark angeschwollen.

3. Die Belaubungszeit. Die Belaubung im Frühjahr ist durchaus von den Witterungsverhältnissen abhängig. Wo geeignete Standorte vorhanden sind, sehen wir das gelbgrüne, frühlingshelle Laubwerk der Esche unter dem Einfluss des Mikroklimas in wechselnden Farbenschattierungen im grünen Mosaik der übrigen Vegetation hervortreten und zwar oft so spät, dass das übrige Laubwerk sich voll entwickelt hat. Die Nachtfrostgefahr besteht dann nicht mehr (BONDE, 1756).

KUJALA (1924 a, S. 44) schreibt in bezug auf die Dauer der Belaubung der Bäume: »Wie die Untersuchungen erwiesen, verhält sich die Laubentfaltungs- und -abfallszeit zur Lufttemperatur derart, dass das Blatt bei Erreichung einer gewissen mittleren Tageswärme im Frühjahr Tendenz zur Entfaltung zeigt und entsprechend im Herbst bei Senkung der mittleren Tagestemperatur auf einen bestimmten Grad abfällt.»

So führt KUJALA nach HULT für einige Bäume in der Gegend von Uppsala folgende Tagesmitteltemperaturen an:

	bei der Belaubung	bei der Entlaubung
Birke	+ 8° C	+ 7.7° C
Ahorn	ca. + 10.6°	+ 8.1°
Linde	+ 11.4°	+ 5.6°
Espe	+ 11.9°	+ 5.6°
Eiche	+ 13.0°	+ 4.4°
Esche	+ 13.5°	+ 8.2°

Nachdem die Nahrungszirkulation im Frühjahr in Fluss gekommen ist, wachsen die Knospen und sprengen die schützenden Knospenschuppen auseinander und der Längenzuwachs des Sprosses vollzieht sich innerhalb einer durch äussere und innere Faktoren bestimmten Zeit. Durch langjährige Messungen hat ENGLER (1911, S. 112) festgestellt, dass 3—15jährige Buchen ihren Höhenzuwachs in durchschnittlich 26 Tagen durchführen, alte Eichen in 17 Tagen, »bei Bergahorn und Esche dagegen dauert die Streckung des Höhentriebes im Mittel 38 Tage«. In Südfinnland dauerte nach meinen dreijährigen Versuchsreihen der Längenzuwachs bisweilen 40—42 Tage, wenn der Regen die versiegende Frühjahrsfeuchtigkeit im Boden ersetzt hatte.

Sobald der Zuwachs an den Wurzeln und am Stamm grösseren Wasser- und Nahrungstransport ermöglicht, entwickeln sich die Blätter ebenfalls rasch. Dabei werden wie bei den Waldbäumen überhaupt die aufgespeicherten Hemizellulosestoffe als Reservestoffe ausgenutzt. SCHAAR (1890) hat bei *Fraxinus excelsior* die Auflösung in der verdickten Membran der Knospenschuppen beim Wachsen der Knospen beobachtet.

Die Periodizität der verschiedenen Internodienlängen scheint nach meinen Beobachtungen durch die Blütenverteilung beeinflusst zu sein, insbesondere zeigt sich dies bei Pflanzen mit mehreren Blütenzonen wie der Esche. Die Länge der Sprosse beruht ausserdem in hohem Grade auf ihrer Lage im Gipfel oder in der Seitenlage. Erst wenn der Spross eine Reihe von Blattpaaren in rascher Folge ausgebildet hat, tritt im Vegetationspunkt eine Ermattung ein, die sich in verzögerter Anlage der Blätter und erweiterter Endfläche des Wachstumspunktes äussert.¹

Folgende Daten für die Sprossentwicklungslänge und den Geschwindigkeitsverlauf wurden von mir in einem Fall im Juni—Juli 1934 in Helsingfors aufgezeichnet.

Der Stamm der Esche war 20 cm oberhalb des Bodens abgekappt worden, und die 6 Sprosse aus den übriggebliebenen Knospen hatten nun in drei Vegetationsperioden eine Länge erreicht, die zwischen 131 und 183 cm betrug. Der längste hatte in den drei Jahren 77 bzw. 37 und 69 cm erreicht. Während der Wuchszeit vom 1. Juni—17. Juli (= 46 Tage) wies der 69 cm lange letzte Jahrestrieb 10 Internodien von folgender Länge (von unten gerechnet) auf: 1, 4, 9, 11.5, 14.5, 11, 6, 7.5, 4 und 0.5 cm. Von unten gerechnet betrug der Längenzuwachs während der drei letzten Wuchswochen entsprechend 6.6, 1.7 und 0.5 cm, wo die Ermattung im Wachstumspunkt sich geltend zu machen begann. Es ist darauf hinzuweisen, dass das achte Internodium eine Länge von 7.5 cm hat, während das vorhergehende nur 6 cm lang ist. Dies ist auf reichlicheren Regen zurückzuführen, der bei beginnender Ermattung dem Baume zugute kam.

Einige phänologische Eigentümlichkeiten des Knospentreibens seien hier erwähnt. Bekanntlich beginnt die Belaubung bei gewissen Sträuchern und Bäumen an den unteren Ästen. Im Schulgarten in Jakobstad habe ich dies-

¹ MÜLLER (1866, S. 259—266) gibt eine eingehende Schilderung des Zellteilungsverlaufs und der Vorgänge im Vegetationspunkt beim Auswachsen der Blattknospen. Der gestaltbedingende Einfluss der vier Knospenschuppen dauert bis zur Zuwachssteigerung in den schon angelegten Blättern und bis zum Öffnen der Knospen. Wenn der äussere Blattkranz sich bei warmem Wetter im April—Mai rasch öffnet, tritt eine unverkennbare Streckung in den Internodien ein, und der flache Vegetationskegel steigt bald steil an. Die rasche Entwicklung jedes folgenden Blattpaares und das Aufsteigen des Vegetationspunktes führen zu einer Streckung der Internodien. MOLL (1876), der die Längenperiode der Internodien auch bei *Fraxinus excelsior* untersucht hat, hebt hervor, dass die Internodien in der Mitte des Sprosses in der Länge zunehmen, bis sie ihr Maximum erreicht haben, und dann wieder abnehmen. Die längeren Internodien bestehen nach ihm aus mehr Zellen als die kurzen. Dagegen sind die Zellen aller Internodien eines Jahrestriebes gleich lang. Andere Beobachtungen haben gezeigt, dass auch die Länge der Zellen vom Beginn des Internodiums nach der Mitte hin in der Längsrichtung zunimmt und dass die Zellen an der Spitze der Internodien kürzer als an der Basis und hier kleiner als an der Spitze des vorhergehenden älteren Internodiums sind (Zahlen nach MOLL 1876 in Tabulae Biol., Bd. V, S. 475—476).

bezügliche Aufzeichnungen ausser für die Esche auch für andere Sträucher und Bäume (*Crataegus coccinea*, *C. monogyna*, *Prunus americana*, *Acer platanoides*, *Tilia vulgaris*, *Ulmus glabra*, *Aesculus hippocastanum*, *Picea pungens glauca* usw.) gemacht. Einige stehen an der S-Seite einer Mauer, so dass die Sonnenstrahlen auch die untere und die nördliche Seite des Strauches erwärmen. Die Belaubung beginnt hier an der Mauer und nicht in der Sonne. Hier scheint somit die Wärme auf der der Mauer zugewandten Seite der Sträucher entscheidend zu sein und ihre frühe Belaubung an der betreffenden Seite zu veranlassen.¹ Dieselbe Erscheinung bei der Esche habe ich auf Åland (in Felspalten) wahrgenommen.

4. Der Standort und seine Temperatur. Da die Laubwiesenholzpflanzen nach HESSELMAN (1904, S. 455) an sonnigen Stellen während der kurzen, etwas kühlen nordischen Sommernächte nicht den ganzen Nahrungsvorrat abtransportieren können, sondern am folgenden Morgen die Assimilationsarbeit mit viel Stärke in den assimilierenden Zellen beginnen, so versteht man, wie begünstigt diese nordischen Holzpflanzen durch das lange Sonnenlicht sind.² Die Pflanzen assimilieren im Frühjahr in unbelaubtem Baum- und Strauchbestand sehr intensiv, aber mit zunehmendem Laubwerk und infolgedessen eintretender Verminderung des Lichtes erfahren sie einen Rückgang in der Assimilationstätigkeit, der nur durch verlängerte Vegetationszeit ausgeglichen wird. Je früher der Frühling einsetzt, desto länger wird die Assimilationszeit der Esche. Ähnlich wirkt ein durch die maritime Lage verlängerter Herbst. Infolge des Wasserreservoirs, das mit der Nord-Ostsee und ihren Buchten nach Nordeuropa eindringt, weist die Nordgrenze von *Fraxinus excelsior* in Nordeuropa bedeutende Ausbuchtungen auf. Um festzustellen, in welchem Grade dieses Wasserreservoir durch sein maritimes Klima die Länge der Assimilationszeit bei der Esche beeinflusst, sollen hier einige Pflanzenlokalitäten verglichen werden. Doch müssen zunächst einige allgemeine Voraussetzungen erörtert werden.

¹ ENGLER (1911, S. 112) beleuchtet den Vorgang der Belaubung durch folgende Angaben: »Das wichtigste Ergebnis der phänologischen Beobachtungen ist die Tatsache, dass junge Buchen, Bergahorne, Eschen und Eichen unter dem Schirm alter Bestände früher die Knospen öffnen und sich vollständig belauben als schirmfreie junge Pflanzen und mittelalte und alte Bäume. Im Laubwald ergrünen zuerst die Jungwüchse unter Schirm und die Wasserreiser älterer Bäume, dann folgen die untern Äste und Zweige der Kronen des Altholzes und die Baumwipfel und zuletzt belauben sich die unbeschränkten Jungwüchse.«

² Auf Grund ihrer Blattstruktur können einige Pflanzen die Assimilate rasch abtransportieren. Dies ist ausser bei *Ligustrum vulgare* und *Viburnum opulus*, wie LANGNER (1928) erwähnt, auch bei *Fraxinus excelsior* der Fall, weil die sich an das 1—2-reihige Palisadengewebe anschliessenden becherförmigen Sammelzellen gut ausgebildet sind.

Infolge der Erwärmung durch das Meer werden die phänologischen Erscheinungen von Süden und Westen in der Richtung NNE längs der Nordsee, von Westen nach Osten um die Ostsee und ihre Buchten verschoben. Der Unterschied zwischen Leningrad (0 m) und Giessen (160 m ü. d. M.) beträgt nach mehrjährigem Mittel 43 Tage für die phänologischen Frühjahrserscheinungen. RITTER (1919, S. 79) gibt nach IHNE für Mitteleuropa den phänologisch bestimmenden Einfluss der geographischen Länge, Breite und Meereshöhe so an, dass mit einem geographischen Längenunterschied von 1° das Erblühen der Frühlingspflanzen um 0.95 Tage verzögert wird, mit zunehmender geographischer Breite von 1° sich der Frühlingsbeginn um 4.2 Tage verzögert und bei verschiedener Meereshöhe die Beziehung gilt, dass 100 m Höhenzunahme eine Verzögerung von 2.71 Tagen in der Vegetation bedeutet. Graphisch würden sich die beiden ersten Werte durch rechtwinklig gegeneinander gestellte Koordinaten mit einer Länge im Verhältnis 0.95:4.2 veranschaulichen lassen.

Die Verzögerung der phänologischen Erscheinungen im Frühjahr mit zunehmender Meereshöhe beruht ohne Zweifel auf mehreren zusammenwirkenden Umständen (Wolkenbildung, Lichtstrahlung). Für *Fraxinus excelsior* haben diese klimatologischen Verhältnisse im südlichen Teil ihres Verbreitungsgebietes die grösste Bedeutung, beispielsweise in Kaukasien mit Eschenstandorten bis zu einer Höhe von 1800 m. Denn von der Energiemenge, die von der Sonne auf die Erde strahlt, reichen nur 75 % bis 1800 m ü. d. M. und nur 50 % bis auf den Meeresspiegel, und unter Berücksichtigung der Bewölkung nur 52 % bzw. 24 %. Im Mittel erreicht somit die von der Sonnenstrahlung ausgehende Energiemenge am Meeresspiegel nicht die Hälfte der Menge, welche bei 1800 m vorhanden ist. (LUNDEGÄRDE, 1925, S. 13.)

Verspätung mit zunehmender Polhöhe beruht direkt oder indirekt auf dem schrägen Einfallswinkel der Sonnenstrahlen. Aber die scheinbare Wanderung vom südlichen Wendekreis (ungf. $23\frac{1}{2}^\circ$ südl. Br.) vom 21. Dezember nach dem nördlichen Wendekreis ($23\frac{1}{2}^\circ$ nördl. Br.) bis zum 21. Juni hat zur Folge, dass die Sonne in 182 Tagen 47° nach Norden vorrückt und somit einen Grad in 3.9 Tagen durchwandert — oben wurden 4.2 Tage als phänologische Verzögerung für jeden Grad angegeben (RITTER, 1919, S. 80).

Vergleich 1. Mit Hilfe der Daten RITTERS (1919) vergleichen wir die phänologischen Erscheinungen der Esche bei den beiden Städten Aberystwich und Amsterdam, und zwar um den Einfluss des Atlantischen Ozeans auf das Gedeihen der Esche zu zeigen. Man sollte eigentlich gleichartige phänologische Verhältnisse an beiden Orten erwarten, weil sie auf demselben Breitengrad ($52\frac{1}{2}^\circ$ n. Br.) liegen und die Meereshöhe die gleiche ist (ca. 0 m). Sie unterscheiden sich nur durch ihre Entfernung vom Meere. Aberystwich liegt im Westen am St. Georgskanal, während Amsterdam 25 km östlich von der Nordseeküste liegt. Das Klima in Amsterdam wird durch W-Winde beeinflusst, nicht durch die Nähe des Zuidersees. Aberystwich liegt in der Nähe der $+6^\circ$ -Januarisotherme, während die Gegend von Amsterdam auf Grund des 25 km langen Abstandes von der Küste ein Abkühlung erfährt, welche die Stadt in eine klimatische Lage zwischen $+2^\circ$ und $+1^\circ$ während des Januars versetzt.

Während der Beobachtungsjahre 1895, 1897, 1898 und 1899 zeigte *Fraxinus excelsior*, wie sich aus RITTERS (1919, S. 99) Untersuchungen ergibt, an verschiedenen Standorten bei diesen beiden Städten folgende phänologischen Unterschiede: Der Unterschied bezüglich der ersten Blüte betrug ganze $17 \frac{1}{2}$ Tage früher in Aberystwich, bezüglich des ersten Ergrünens aber nur noch $1 \frac{1}{4}$ Tag.

Vergleich 2. Vergleicht man die beiden Städte Schelle (Zwolle) und Amsterdam in phänologischer Hinsicht, so macht sich der Einfluss eines Binnensees (Zuidersee) mit kürzerer Vereisung geltend. Beide Städte liegen in gleicher Meereshöhe, ungf. 0 m, in gleicher nördlicher Breite ($52 \frac{1}{2}^{\circ}$) und in 75 km Entfernung voneinander. In Amsterdam blüht *Fraxinus excelsior* 1 Tag früher als in Schelle (25. IV.), aber bezüglich des ersten Ergrünens ist das Verhältnis umgekehrt. In Schelle findet es schon am 25. IV. statt, d. h. 7 Tage früher als in Amsterdam (2. V.). Da der Zuidersee infolge reichlichen Zuflusses von Süßwasser und eingengten Abflusses in die Nordsee nur geringen Salzgehalt hat, pflegt in dem ungf. 3 m tiefen Wasser jährlich Eisbildung in geringerem Umfang einzutreten. Meteorologisch grenzt Amsterdam beinahe an die $+2^{\circ}$ -Januarisotherme, Schelle an die $+1^{\circ}$ -Isotherme. Infolgedessen hat Schelle einen etwas kühleren Winter und die um 1 Tag früher eintretende Blüte in Amsterdam findet ihre Erklärung. Wenn die Wärme vom Festland hier mit steigender Sonne sich geltend macht, werden in Schelle die phänologischen Äusserungen in rascherem Takt beschleunigt, so dass das erste Ergrünen 7 Tage früher als in Amsterdam vorsichgeht. Während des Sommers gleicht sich die Wärme aus, so dass sowohl Schelle wie auch Amsterdam im Juli dieselbe Temperatur, ca. 18°C , haben. Für die Esche liegt nur eine Beobachtung betr. den Unterschied zwischen Amsterdam und Schelle vor, aber Beobachtungen für zahlreiche andere Pflanzen weisen in dieselbe Richtung.

Das eisfreie Meer mit wärmerem Wasser wirkt somit im Frühjahr beschleunigend, später verzögernd auf die Vegetation ein. Insbesondere ist hervorzuheben, dass die Holzgewächse in der Nähe des Meeres früher als an Orten mit kontinentalem Klima blühen und sich später entlauben. *Diese Verlängerung der Vegetationszeit ist von besonders grosser Bedeutung bei der Esche, indem sie im Frühjahr die anemophile Pollination, im Herbst die Fruchtreife beeinflusst.*

Dagegen wird durch die Binnenseen, die im Winter vereisen, infolge des starken Wärmeverbrauches beim Auftauen im Frühjahr die Vegetation erheblich verzögert.¹ Während des Sommers wirken die Binnenseen wie das umgebende Land.

¹ CEDERGREN (1922) weist darauf hin, dass die Vegetation im Frühjahr durch das Eis zurückgehalten und vor Frost geschützt wird. Im Herbst dagegen wird

5. Der Übergang von Westeuropa zu dem kontinentaleren Binneneuropa. Die Verspätung der phänologischen Erscheinungen nach Osten zu ist an den belgischen und niederländischen Küstenstationen mit gleicher Meereshöhe ziemlich regelmässig. *Der Unterschied zwischen dem atlantischen und dem kontinentalen Einfluss wird nach Osten und Südosten zu während der späteren Entwicklungsstadien der Vegetation immer auffallender. Ein beschleunigter Entwicklungsgang, d. h. also auch eine kürzere Pollenübertragungszeit bei der Esche, ist somit in den östlicheren Teilen des Verbreitungsgebietes zu erwarten.* Die Unterschiede in den phänologischen Erscheinungen beispielsweise zwischen der südrussischen Stadt Uman und Nürnberg bestehen darin, dass Uman in der ersten Frühjahrsentwicklung eine Verspätung von 10 Tagen aufweist, im vollen Frühling noch von 4 Tagen, aber der Vorsommer hier schon 2 Tage früher eintritt und im Hochsommer der Vorsprung mehr als doppelt so gross ist (RITTER, 1919, S. 81).

Wie beschleunigend im frühen Stadium die unmittelbare Nähe des Meeres auf die Entwicklung der ersten Blüten und teilweise auch auf das erste Ergrünen wirkt, ist bereits oben für englische und holländische Orte gezeigt worden. Wir sahen, wie sich die schmale nach Norden gerichtete Halbinsel, auf der Amsterdam zwischen der Nordsee und dem Zuidersee liegt, klimatologisch geltend macht. *Die jütische Halbinsel, welche eine ähnliche Lage zwischen Nord- und Ostsee hat, wirkt in gleicher Weise, nur in verstärktem Grade auf die Vegetation, ähnlich, wenn auch in geringerem Grade, die Inseln Fünen, Seeland und Bornholm sowie Åland.*

Das Innere der jütischen Halbinsel hat eine frostfreie Vegetationsperiode von 160 Tagen, aber an der Küste ist diese bedeutend länger; der östliche Küstenstreifen von Flensburg bis Aarhus hat 180—200 frostfreie Tage.

Gerade diese Gegenden sind die besten Eschengebiete Dänemarks. HAUCH (1933, S. 2) erwähnt die schönen, alten, 35 m hohen Eschen im Rodenskov. Bei Apenrade mit hügeligerem Gelände und durchgehends tonigem bestem Boden findet man in Buchenwald Einmischung von Eiche, Esche und Schwarzerle, so dass man im Forst Jørgengaard gezwungen war, das allzu starke Vordringen der Esche zu begrenzen. Auf der Insel Alsens sowie zu beiden Seiten des Kleinen Belts kommt starke Beimischung von Esche in den niedrigen Senken zwischen den mit Buchen bestandenen Hügeln vor.

Besonders in den Teilen Dänemarks, in denen die frostfreie Vegetationsperiode am längsten (über 180 Tage) ist, nehmen die Beimischungen von Esche in den feuchten Senken einen bedeutenden Umfang an. Dagegen bleibt in den mittleren Teilen des Landes, in denen die frostfreie Periode nur 140—

die Vegetationsperiode in der Nähe von Wasser und durch Nebelbildung bei Stromschnellen verlängert. Infolgedessen erinnert die Vegetation an solchen Stellen an Südhangvegetation.

160 Tage beträgt, der Buchenwald in der Regel rein und weist im allgemeinen keine Eschenbeimischung auf. Es ist somit deutlich, dass *Fraxinus excelsior* in den milden Küstengegenden am besten gedeiht. Die Inseln Alsen, Fünen, Langeland, Laaland und Seeland bieten mit ihren frostfreien Vegetationsperioden von 160—200 Tagen somit geeignete, durch Meeresfeuchtigkeit und guten Boden begünstigte Standorte für die Esche.

Wenn somit die Esche in Dänemark auch am besten in der Küstenzone gedeiht, gibt es doch auch im Innern des Landes Stellen, an denen sie gut fortkommt, wenn gewisse kompensierende edaphische Faktoren vorhanden sind, die in einem späteren Kapitel näher behandelt werden sollen.

Vergleich 3. Zum Vergleich zwischen dem dänischen Binnenland und der Küste seien hier zwei Eschenlokalitäten gemustert, die eine (Silkeborg) mitten auf der jütischen Halbinsel, wo die Esche sonst nur in geringer Zahl vorkommt, die andere (Assens) am Kleinen Belt. Weiter sind zwei andere Eschenlokalitäten bei Skjörping und Fornæs in Dänemark verglichen. Für Silkeborg sind die von Abteilungsleiter H a n s e n gemachten Temperaturangaben, ausserdem die Beobachtungen des Dänischen Meteorologischen Instituts für die Zeit 1886—1925 (HAUCH, 1933, S. 18) verwertet.

Tabelle 6. Temperaturvergleiche für gewisse Eschenlokalitäten in Dänemark.

	Silkeborg	Assens	Skjörping	Fornæs
Anzahl der frostfreien Sommertage	155	214	182	187
Mitteldatum für den letzten Spätfrost	7. V.	9. IV.	23. IV.	26. IV.
Mitteldatum für den ersten Frühfrost	10. X.	10. XI.	23. X.	31. X.
Mittel der monatlichen absoluten Minimaltemperatur .. (kältester Monat)	ca. —11° (F e b r.)	ca. —7,5° (J a n.)	—	ca. —8° (F e b r.)
Oktober	—2,6°	+ 1°	—	+ 0,5°
November	—6,5°	—3°	—	—3,6°
Mittelanzahl der Frosttage:				
April	8.2	3.7	—	5.6
Oktober	4.6	0.8	—	1.3
November	10.1	6.5	—	6.8

Der Vergleich zwischen Silkeborg und Assens zeigt bedeutende klimatologische Unterschiede zuungunsten von Silkeborg. Hinsichtlich der Vegetation ist das spärliche Vorkommen der Esche in Silkeborg hervorzuheben;

der Buchenwald hält sich hier frei von Eschenbeimischung, während Assens an der Küste des Kleinen Belts reichliche Eschenbeimischung aufweist.

Da jedoch *Betula* und *Quercus sessiliflora* bei Silkeborg vorkommen und das Gelände hügelig, meist magerer, dunkler Boden mit Sand- und Kiesuntergrund und nur geringer Beimischung von Ton und Mergel ist, scheinen dem Boden hier die ausgleichenden Faktoren zu fehlen, so dass auch die Buche an dieser Stelle eine schlechte Wuchsform aufweist. Dagegen kommt die Esche an einer Stelle mit alten Tongruben vor. Auf derartigen Standorten ist der Wasserfaktor günstiger, wie auch die Wachstumsverhältnisse auf den vegetationsfreien Stellen infolge fehlender Konkurrenz bei der Tongrube besser sind.

Auch beim Forst Roldskov im mittleren Jütland südlich von Aalborg bei Skjörping herrscht Inlandklima; die gleichen klimatologischen Verhältnisse bestehen in Silkeborg, so dass in Tab. 6 nur die stärker abweichenden Punkte mit Zahlen belegt sind. — Das Gelände beim Roldskov in Skjörping ist hoch gelegen und hügelig. Der Boden besteht an manchen Stellen aus Sand mit humusbedeckten Partien sowie Beimischung von Ton und Kalk. Buche und Fichte treten auf und die Vegetation ist artenarm. Der Buchenwald dort ist rein und von geringerem Wert. Die Esche kommt hier im allgemeinen nicht vor.

Beim Vergleich dieser Orte im mittleren Jütland mit der Küstengegend am Kleinen Belt möchte ich jedoch, im Gegensatz zu HAUCH, die Ungeeignetheit des Bodens für *Fraxinus excelsior* stärker hervorheben. Wo der Boden aus Sand besteht, steht das Grundwasser oft so tief, dass die Wurzeln keine Nahrung erhalten. Die Armut an Pflanzenarten in diesen Wäldern entspricht der schlechten Bodenbeschaffenheit und dem Mangel an Licht.

Der Standort bei dem Leuchtturm Fornæs nordöstlich von Grenaa ist ein grösseres Waldgebiet in der Nähe von Meilgaard und Benzon. Der Boden ist hier unfruchtbarer Sand oder Kies. Das Gelände wechselt; in Meilgaard Nederskov und Østergaardsskov ist es kupiert und von feuchten Senken durchzogen. Der Boden ist weiter oben dunkel, an den niedrigeren Stellen humusreich. Das Klima ist, wie Tab. 6 zeigt, mild, insbesondere ist der Herbst länger und milder als bei Silkeborg. *Fraxinus excelsior* kommt in den tiefen Talschluchten reichlich vor, aber nicht in den Buchenwäldern wie am Kleinen Belt. Dadurch erhalten die Eschenbestände ein reines und helles Aussehen. Nur die in Begleitung der Esche auftretenden Charakterpflanzen bilden auch hier die Bodenvegetation. Die Dichte der Eschenbestände ist nicht dieselbe wie auf den Lokalitäten am Kleinen Belt; wo fliessendes Wasser und humusreicherer Boden vorhanden ist, ist die Wuchsform gut. Auch die Stammhöhe ist hier grösser als auf dem flachen Gelände im Nederskov. Bei Benzon finden sich grosse Bestände mit 40-jährigen Eschen von etwa 50 ha Umfang. Wo früher Erlenunterwuchs entfernt worden ist, ist der Wald licht und der Zuwachs gering, nach der Schätzung von HAUCH nur ca. 100 m³ je ha.

Neben den günstigeren klimatischen Verhältnissen scheint jedoch die bessere Bodenbeschaffenheit bei Fornæs mehr als bei Silkeborg und Skjörping das Gedeihen der Esche zu begünstigen. Wir sehen somit, dass verschiedene Faktoren einwirken und teilweise einander vertreten. Neben Temperatur und

Meeresfeuchtigkeit spielt daher der Boden eine ausschlaggebende Rolle für die Esche. In Dänemark, wo der Buchenwald auf hohen sandigen Hügeln wächst, entsteht dadurch für die Esche eine lebende Schutzmauer. Der Wind in Verbindung mit verschärften klimatischen Verhältnissen macht dort auf den Standorten der Esche seine austrocknende Wirkung nicht so leicht geltend wie auf flachem Gelände. Der Schutz durch andere Vegetation ist an der Küste besonders günstig.

Vergleich 4 (s. Tab. 7).

Tabelle 7. Temperaturvergleich zwischen drei Orten, die in der Richtung W—E im Ostseebecken liegen.

	Silkeborg Dänemark	Fornæs Dänemark	Mariehamn Finnland
Anzahl der frostfreien Sommer- tage	155	187	172.7
Mitteldatum für den letzten Spät- frost	7. V.	26. IV.	26. IV.
Mitteldatum für den ersten Frühfrost	10. X.	31. X.	17. X.
Mittel der monatlichen absoluten Minimaltemperatur:			
Februar	ca. — 11°	ca. — 8°	— 15.1°
September	—	—	— 0.6°
Oktober	— 2.6°	+ 0.5°	— 3.1°
November	— 6.5°	— 3.6°	— 11.0°
Mittelanzahl der Frosttage:			
April	8.2	5.6	12.9
September	—	—	—
Oktober	4.6	1.8	3.2
November	10.1	6.8	11.5

Die Angaben in Tab. 7 für Silkeborg und Fornæs fassen auf HAUCH (1933, S. 18 f.) nach den Jahresmitteln für die Periode 1886—1925. Für Mariehamn habe ich die Werte nach JOHANSSONS (1917) Tabellen für die Jahre 1886—1910 berechnet, ausser den Mittelwerten für die monatlichen absoluten Minimaltemperaturen, bei denen die Jahresreihe 1908—1912 verwendet wurde.

JOHANSSON gibt zwar auch Reihen, die weiter als 1886 zurückreichen, aber wegen der Lücken zwischen diesen Jahrgängen habe ich sie unberücksichtigt gelassen und zwar auch deshalb, weil dadurch grössere Zeitübereinstimmung mit den dänischen Angaben erreicht wurde.

Tab. 7 zeigt, dass Mariehamn auf Åland eine längere frostfreie Periode (172.7 Tage) hat als Silkeborg (155 Tage) im mittleren Jütland, wenn auch nicht

so lang wie Fornæs (187 Tage) an der jütischen Küste. Auf Grund dieser frostfreien Tage könnte man sagen, dass *Mariehamn infolge seiner Meereslage sommerklimatologisch zwischen dem Innern und der E-Küste Jütlands liegt. Die Anzahl der frostfreien Tage im Innern der Inseln Fünen, Seeland und Bornholm ist in der Hauptsache dieselbe wie in Mariehamn.* PALMGREN (1915—1917, S. 624) erblickt auch in den günstigen Klima- und Standortsverhältnissen von Åland einen Erklärungsgrund für die hohe Artenzahl dieser Inselgruppe im Verhältnis zu ihrem beschränkten Umfang.

Um Mariehamn auf Åland liegen meine Beobachtungsorte Godby, Vårdö, Geta und Eckerö. In dem jährlichen Mitteltemperaturverlauf 1869—1915 sowie in den Abweichungen von dem Jahresmittel folgen diese Orte für die einzelnen Monate des Jahres so genau Mariehamn, dass die Abweichungen sich nur innerhalb einer Grenze von 0.6°C bewegen (JOHANSSON, 1917, S. 117). Eine so ausgeglichene Temperatur bildet offenbar eine sehr günstige Voraussetzung für das Gedeihen der Esche.

Åland hat im Winter nicht den mehr atlantischen Zustrom von warmem Wasser wie Dänemark. Da das Meer um Åland im Winter zum Teil zufriert und die Schmelzwärme des Eises gross ist, tritt im Frühjahr ein weniger günstiger klimatologischer Zug hervor: *alle Stationen auf Åland haben die grösste Temperaturerhöhung zwischen Mai und Juni, eine Wirkung der maritimen Lage. Helsingfors hat die grösste Temperaturerhöhung schon einen Monat früher, und zwar auf Grund seiner östlicheren und weniger maritimen Lage.*

Die Temperaturerhöhung auf Åland im Mai—Juni tritt also während der Blütezeit der Esche ein, wo Wärme und Kälte wechseln.¹

Die Windfrequenz auf Åland wird im Frühjahr und Sommer vor allem durch N- und S-Winde bestimmt, so dass die Inselgruppe lehrreiche Beispiele für die Einwirkung des Windfaktors auf die Esche bietet. *Beim Übergang zu nördlicherem Wind in einem späteren Stadium kann die Blütenbildung bei Fraxinus excelsior beträchtlich gestört werden. Die dünnen, mit*

¹ Sommerklimatologisch habe ich Åland in bezug auf die Temperaturvoraussetzungen der Esche den dänischen Inseln gleichgestellt. Der Winter dagegen ist auf Åland kälter. Das Mittel für das Temperaturextremminimum des kältesten Monats Januar ist -15.5° , das des Februars -15.1° in Mariehamn (JOHANSSON, 1917, Tab. S. 26 b), während Silkeborg in Jütland nach der obigen Tab. 7 ca. -11° aufweist, so dass Mariehamn um 4.1° abweicht. In welchem Masse etwa verschiedene Berechnungsmethoden die Abweichungen der Ergebnisse verursacht haben, entzieht sich meiner Kenntnis. Besonders eingehend habe ich Anfang Juni 1931 das Blühen der Esche während der Übergangszeit zwischen Kälte und Wärme in Mariehamn beobachtet. Es handelte sich darum, die Einwirkung der Temperatur auf die Blätter und floralen Sprosse bei den ungewöhnlichen Temperaturschwankungen zu dieser Zeit festzustellen (s. unten).

schwacher Kutikula versehenen Blätter erfrieren dann, eine Erscheinung, die durch die ausgleichenden Mittelwerte klimatologischer Tabellen leicht verdeckt wird.

Aus der Angabe JOHANSSONS (1917, S. 165) ist zu ersehen, dass ein Sinken der Temperatur unter 0° in den Monaten VI, VII und VIII in Mariehamn unwahrscheinlich ist. Biologische Beobachtungen zeigen indessen, wie aus dem folgenden näher hervorgehen wird, dass die Temperatur auf Eschenstandorten wenigstens lokal unter 0° sinken kann.

6. Die Blätter und die Temperatur. Meine Aufzeichnungen während der ersten Juniwoche 1931 geben folgendes klimatologische Bild für Mariehamn. Eine ungewöhnlich niedrige Temperatur herrschte zwischen dem 1.—5. Juni. Am 5. Juni 3 Uhr nachmittags trat Schneefall ein, der jedoch von sehr kurzer Dauer war. In der Nacht zum 6. Juni sank die Temperatur auf $+2.2^{\circ}$ und in der Nacht vom 8. auf den 9. Juni auf -0.6° . Schon nach diesem unbedeutenden Nachtfrost zeigten die eben ausgetriebenen Blätter auf den am frühesten belaubten Eschenexemplaren an den exponiertesten Stellen auf Möckelö (Mariehamn) schwarze, hängende Blattränder.

Die Laubbildung, die nach früheren Angaben (S. 64) nach einigen warmen Nächten eintritt, kann bei anhaltend gutem Wetter fortschreiten, aber die jungen Blätter von *Fraxinus excelsior* ertragen kein Sinken der Temperatur bis zu 0° C und tiefer.

Wenn Möckelö ein kälteres Mikroklima aufweist als das 1 km entfernt gelegene Mariehamn auf der östlichen Seite des Hafens, so beruht dies wohl auf Geländeverschiedenheiten. Die 5 km lange Halbinsel Möckelö erstreckt sich nach Süden und die Ostseewinde erreichen sie unbehindert. Im Süden hat sie einige Felsen und Nadelwald als Schutz, während von dem offenen Möckelö-Fjärd nördliche Winde frei über die Ackerflächen streichen können. Der Ackerbau hat die Esche noch mehr den Angriffen der Atmosphärrillen ausgesetzt. Das Gelände ist ziemlich flach, der Boden besteht aus tonhaltiger Moräne. Laubwerk und Untervegetation bildeten in diesem Frühling (1931) noch nicht so früh einen wirksamen Schutz. Die nördlichen Winde konnten daher frei über die für die Heugewinnung gelichteten Eschenbestände wehen und schon am Tage dem Boden die Wärme entziehen. Die unteren Blätter waren stärker angegriffen und besonders die jungen Eschen in freier Stellung wiesen einen Tag später schwarze Blätter auf. Die Ursache scheint in dem Mikroklima dieser Stelle zu liegen. Die freistehenden Eschen erfahren hier nämlich eine grössere nächtliche Abkühlung als die Schösslinge unter dem Schirm belaubter und unbelaubter Bäume, ausserdem erhalten sie eine geringere relative Feuchtigkeit. Die absolute und die relative Feuchtigkeit variieren nämlich beträchtlich auf verschiedenen Standorten an ein und demselben Tage und beeinflussen somit in verschiedenem Grade die Transpiration und den Wärmehaushalt der Esche.

Das am meisten angegriffene Eschenindividuum auf Möckelö war eine $1\frac{1}{2}$ m hohe, freistehende Jungesche in windexponierter Lage, ca. 50 m vom

Nadelwald entfernt.¹ Im übrigen waren Wasserreiser und niedrigere, stärker windexponierte Blatteile in auffallendem Grade teilweise erfroren. Dies entspricht dem früher erwähnten Sachverhalt, dass Wasserreiser und innere und tiefer gestellte Teile eines Baumes in geringerem Licht und mit dünnerem Knospenschutz im Frühjahr sich zuerst belauben und daher durch die am Boden herrschende Temperatur am meisten angegriffen werden. Kälterückfälle bedeuten daher im Schärengebiet mit seinen wechselnden Temperatur-extremen eine Gefahr, also gerade in Gegenden, in denen *Fraxinus excelsior* in den nördlichen Verbreitungsgebieten aus mancherlei Gründen gedeiht.

Nur bis zu einem gewissen Grade ist die Esche durch ihr spätes Ergrünen geschützt. Zum Teil beruht die spät eintretende vollständige Belaubung bei jungen ungeschützten Schösslingen auch auf der niedrigeren Nachttemperatur in den untersten Luftschichten. Bekanntlich nimmt die Lufttemperatur in der Nacht in der Richtung von unten nach oben bis in eine gewisse Höhe zu. Die für die Vegetation so gefährlichen Nachtfroste im Frühjahr und Sommer scheinen mit diesen nächtlichen Temperaturschichtungen im Zusammenhang zu stehen.

Da die Esche in feuchten Talschluchten wächst, die durch Frostempfindlichkeit gekennzeichnet sind, und Luftströme die Temperatur zwischen den thermisch verschiedenen Teilen im Gelände ausgleichen, beschleunigt die austrocknende Wirkung des Windes im Zusammenhang mit niedrigerer Temperatur die Beschädigung der Esche. Bei den Gehöften von Möckelö waren die Eschen den N-Winden stark ausgesetzt. Daher war die Einwirkung der Kälte während der Laubbildung gefährlicher; so ist es verständlich, dass *Fraxinus excelsior* während ihrer Entwicklung im Frühling der Kälte (von $-0,6^{\circ}$) nicht widerstehen konnte.

Dass die Esche empfindlich gegen Spät- und Frühfröste ist, führt zu folgenden Konsequenzen: die Form der Esche wird infolge Erfrierens des Terminaltriebes verdorben, so dass nur kürzeres Schaftholz gewonnen wird, soweit man nicht durch zweckmässige Beschneidung die Form korrigieren kann.

Durch späte Belaubung wird die Gefahr nur auf gewisse Jahre mit niedriger Frühlingstemperatur beschränkt.² In der Grenzzone zwischen kontinen-

¹ Wenn auch die Temperatur auf offenem Gelände im Sommer höher ist als in geschlossenen Beständen, ist sie doch bei Kälte und Wind gefährlicher als in diesen. Die Tage, die bei Möckelö dem Nachtfrost unmittelbar vorausgingen, hatten mit ihren niedrigen Temperaturen dem Boden keine nennenswerte Wärmereserve zuführen können.

² Die *Fraxinus*-Arten und -Individuen reagieren jedoch gegen Kälte sehr ungleich. *Fraxinus excelsior* wie auch *f. aurea* wurde 1877 im Botanischen Garten in Marburg durch Septemberfrost von -3° R an den Blättern beschädigt, während *F. excelsior f. pendula* (wie auch *F. americana*) nicht angegriffen

talem und maritimem Klima hat man meist mit wechselnden Wärme- und Kälteperioden noch nach der Belaubung der Esche zu rechnen. Allerdings werden die erfrorenen Sprosse ziemlich bald auf Grund des starken Sprossbildungsvermögens der Esche ersetzt, aber Zeit und Material gehen verloren, und durch die notwendig gewordene Ausästung entstehen Unkosten. — Für die Eschenkulturen ist daher der Frost eine der grössten Gefahren und zwar auch deshalb, weil man auf Grund des grossen Feuchtigkeitsbedarfs der Esche geneigt ist, sie in niedrigen und daher oft frostempfindlichen Lagen anzupflanzen (WAHLGREN, 1914, S. 656). Durch die Winterkälte erleiden ältere Eschen insofern Schaden, als an den Stämmen leicht Frostrisse entstehen.

Dass gewisse Eschenindividuen bei Möckelö aushielten und zu voller Entwicklung kamen, kann — wie BURGER (1928) für ähnliche Verhältnisse in der Schweiz gezeigt hat — auf verschiedener Empfindlichkeit gegen Frost, Pilz- und Insektenbefall bei den einzelnen Holzindividuen beruhen oder auch durch die Periodizität der verschiedenen »Rassen« einer Holzart erklärt werden, denn früher und später austreibende Exemplare sind ja an ein und derselben Lokalität anzutreffen.¹

7. Die floralen Sprosse und die Temperatur. Bei Möckelö schädigte der Spätfrost am 8.—9. Juni 1931 auch die jungen Spitzen der floralen Sprosse. Der basale Teil ist männlich, der obere weiblich. Die Blütensprosse von *Fraxinus excelsior* sind lang, 5—10 cm vor, 15—25 cm nach dem mit der Befruchtung eintretenden neuen Längenzuwachs. Durch den Spätfrost vom 8.—9. Juni 1931 wurden die Spitzen der gerade wachsenden Blütensprosse zerstört. Daher wies ein Baum, den ich am 10. Juni genau untersuchte, nur männliche Geschlechtseigenschaften auf, während er schon im folgenden Jahre, 1932, an gewissen Zweigabschnitten die eine oder andere fast voll entwickelte Frucht trug. Weil infolge des Frostes die weiblichen Eigenschaften verdeckt wurden, bezeichnete ich das Exemplar zunächst in einer statistischen Aufnahme der Geschlechtsverteilung bei *Fraxinus excelsior* als männlich.

Als sich an dem genannten Individuum 1931 nur Staubgefässe entwickelten, erhielten die floralen Sprosse ein kurz abgeschnittenes, kugelförmiges

wurde. *F. excelsior* f. *pendula* behielt die Blätter noch nach Frost von -3.5° R am 10. Oktober 1877 (ZELLER, 1878). Dieselbe Frostempfindlichkeit zeigt *F. excelsior* gegenüber *F. americana* auch in dem östlichen Grenzgebiet.

¹ Aus den Untersuchungen von ZIOBROWSKI (1931) scheint hervorzugehen, dass die verschiedenen Geschlechter bei zweihäusigen Holzarten gegenüber niedriger Temperatur in verschiedener Weise reagieren. Insbesondere dürfte dies bei *Fraxinus excelsior* der Fall sein, da die Reaktionsfähigkeit bei nebeneinander stehenden und offenbar gleich gesunden Exemplaren ungleich war.

Aussehen und grosse Mengen Pollen wurden gebildet, der infolge der kalten Witterung lange Zeit behalten und in bedeutenden Mengen abgegeben wurde.

Hier seien noch zwei Beispiele der Temperatureinwirkung angeführt, das eine von der östlichen, das andere von der nördlichen Randzone Ålands.

Im Osten (Vårdö, Lörven) war die *Fraxinus*-Lokalität eine alte Laubwiese mit Neigung nach Osten gegen den Strand. Der Boden war fruchtbare kalkhaltige Moräne und darüber eine lehmhaltige Schicht sowie eine 10 cm mächtige Humusdecke. In einem *Alnus glutinosa*-Bestand fanden sich einige Exemplare von *Fraxinus excelsior*. An dem oberen Oshange wuchsen mit der Spitze hoch über die umgebende Schwarzerlenvegetation hinaus die ältesten Eschen, 2 Individuen ♂, 14 m hoch, 280 cm Umfang in Bruthöhe, hohl. Das eine Exemplar zeigte zunächst ausschliesslich männliche Eigenschaften, aber bei näherer Untersuchung stellte sich heraus, dass der Frost die Stempel zerstört hatte und auch die Staubgefässe erfroren, aber so gut erhalten waren, dass der Baum auf den ersten Blick als männlich erscheinen konnte. Der andere dagegen war etwas früher entwickelt, so dass sich sowohl Staubgefässe wie Stempel gebildet hatten. Während oben an den Eschen alles zerstört war, fanden sich weiter unten im Schutz der Vegetation vereinzelte unbeschädigte zweigeschlechtige Blüten- teile. Daneben wuchsen kleinere Eschen, eine mit sehr wenigen weiblichen Blüten in dem betreffenden Jahre (1931), aber in den vier vorhergehenden Jahren hatten sie nach Ausweis der noch vorhandenen verholzten Fruchtstiele Frucht getragen. Früchte konnten sich nun nicht entwickeln. Abgesehen von der Frostgefahr war die Eschenlokalität begünstigt, denn ein junges, zwischen Schwarzerlen am Ufer stehendes Exemplar, das noch nicht blütenreif war, hatte einen Stammdurchmesser von 10.5 cm in Bruthöhe. Der Baum hatte acht Jahresringe, also 5.6 mm je Jahr, den grössten Zuwachs, den ich überhaupt auf Åland gemessen habe, wo sonst 5 mm das Maximum sind.

Auf Långgårdsö (N-Vårdö) zieht sich zwischen Felsen eine Senke von Strömbacka bis Lövvik. Der Boden besteht aus Ton mit Sand. Die Vegetation ist durch Beweidung während des ganzen Sommers gelichtet. Auf Büten wachsen vereinzelte Exemplare von *Fraxinus excelsior* sowie *Alnus glutinosa*, *Betula*, *Prunus padus*, *Sorbus aucuparia*, *Populus tremula*, *Viburnum opulus* und einige Exemplare von *Rosa*. Die Esche kommt in dominierender Stellung vor, aber sie hat eine Stammform, die die Spuren von Beweidung zeigt. Der Durchmesser der Jahresringe war klein, aber die Anzahl derselben betrug 40—60. Die Blüten liessen sich gut untersuchen, da die Eschengipfel von den Felsen leicht zu erreichen waren. Ein Teil wurde gefällt, andere wurden unter Zuhilfenahme einer Leiter und einer Zweigschere untersucht.

Die Blütenverteilung zeigte auch in diesen beiden Fällen eine grosse Abhängigkeit von der Temperatur. An geschützten Stellen fanden sich einige entwickelte weibliche Blüten. An exponierteren Stellen waren alle durch den Frost veranlassten Übergangsformen (von entwickelten Stempeln bis zu erfrorenen und von unvollständiger bis zu vollständiger Zerstörung der Staubgefässe) anzutreffen, und zwar sogar auf ein und demselben Baum, je nachdem, ob die Esche durch Felsen in der Umgebung geschützt war oder nicht. In Übereinstimmung damit waren die Blätter schwach entwickelt, ausser unten in der Nähe warmer Felsen und Steine, wo teils halbe, teils ganze Belaubung vorkam. Reste von Fruchtstielen aus früheren Jahren waren an gewissen Bäumen noch vorhanden,

und auch Keimlinge fanden sich. Die Beispiele liessen sich vermehren; an der Randzone der nördlichen Eschengrenze sind derartige Erscheinungen gewöhnlich.

Wie aus diesen Beispielen von Åland nach dem Frühjahrsfrost 1931 hervorgeht, sind statistische Untersuchungen über die Geschlechtsverteilung bei *Fraxinus excelsior* sowohl zeitraubend wie auch wegen der Grösse der Bäume schwer durchführbar. Da ausserdem klimatologische Umstände auf die äusserlich wahrnehmbaren Charakterzüge stark einwirken, erwies sich die Aufgabe als ziemlich schwer. SCHULZ' (1892) Untersuchungen sind in dieser Hinsicht kaum eindeutig.¹

Kälte und Wind. Bei der Behandlung der Wirkung des Windes wurden Fälle für das Zusammenwirken von Kälte und Wind in einem Spezialgebiet an der südwestlichen Küste Seelands erwähnt. In Dänemark habe ich auch in einem andern Spezialgebiet (Klampenborg, Fortunen) die Wirkung des Frostes auf die Wasserreiser beobachtet. Die Eschenlokalität war ein sumpfiger, kurz vorher entwässerter Torfboden zwischen Osen. Die Fläche war 50 m breit und ca. 100 m lang. Buchenwald auf den Osen umgab das Eschengebiet. Die Eschen waren 20—25 m hoch, der Durchmesser betrug 30—35 cm, das Alter war ca. 80 Jahre. Der Dickenzuwachs war in den 10 ersten Jahren unbedeutend, nur 1—2 mm jährlich (dann war in der dichten Stellung der Längenzuwachs gross), in den folgenden 10—37 Jahren grösser, 6 mm jährlich; von 37—80 J. wieder waren die Jahresringe klein, 1 mm. Da es sich hier um Stockausschlag und Wasserreiser handelt, interessiert uns vor allem die Kältewirkung. Der Schatten am Boden wird nicht durch die Esche verursacht, da sie eine helle und offene Krone hat, sondern durch die konkurrierenden Pflanzen wie *Acer platanoides*, *Fagus silvatica*, *Sambucus*, *Rubus idaeus*, *Stachys silvatica* und weiter aufwärts an den Hängen *Geum urbanum*, *Geranium robertianum*, *G. silvaticum*, *Campanula trachelium*, *Galium aparine*, *Lactuca muralis*, *Urtica dioeca* und Balsaminen.

Die im Schatten leicht treibenden Eschenschösslinge waren 1 ½ m lang und in den obersten Teilen der Spitze oberhalb 1 m Höhe erfroren. Die Stockausschläge von gefälltten Bäumen waren 95 cm hoch, zart und fast krautartig. Die Sprosse des vorhergehenden Jahres waren ganz erfroren. Die 1933 gewachsenen waren am 30. VII. zart und bestanden aus 2 mm Mark, 1 mm Holz und 1 mm Rinde (insgesamt 4 mm Durchmesser). Das Längenwachstum war somit beendet, da aber das Licht spärlich war, konnte keine genügende Festigkeit erreicht werden, und erneute Fröste des nächsten Jahres bedrohten die schlecht ausgerüsteten kleinen Sprosse.

Ähnlich war das Verhältnis auf der Eschenlokalität Önningeby, Åland (dritte Landzunge nach Osten). Der Boden bestand aus tonhaltiger Moräne und lag in einer ziemlich gleichförmigen Ebene kaum 1 m ü. d. M. Die schlanken Birken erreichten eine Höhe von 16—18 m und unter diesen suchten 20-jährige, 8 m hohe Eschen mit einem Durchmesser von 8 cm in Brusthöhe das

¹ Ob zufällige Frostschäden die Variationen in der Geschlechtsverteilung beeinflusst haben, die SCHULZ beobachtet hat, kann hier nicht näher erörtert werden. Betreffend Beobachtungen der Geschlechtsverteilung bei der Kiefer s. RENVALL (1912). Vgl. auch HUSTICH (1940, S. 54) sowie HEILBORN (1930, S. 17).

Licht zu erreichen. Die grossen Schattenblätter hatten so schlechte Assimilationsbedingungen, dass die Esche hier nur in einer Zone in der Nähe der helleren Ufer fortkam. Die kleinen, gertenartigen Eschen konnten sich nicht selbst aufrecht halten, sondern wurden durch die Birken gestützt. Anderseits machte sich nahe am Ufer, zu dem die Esche aus Lichtbedürfnis hinstrebte, die Kälte geltend, so dass 3 m hohe Eschen erfrorene Spitzen aufwiesen. Hier waren die zarten Schösslinge also zwischen zwei schädliche Einwirkungen gestellt, die Meereskühe einerseits und den Waldschatten anderseits.

Die gleichen Lebensbedingungen hatten die Eschen auch im Schärenhof von Vårdö. In dem tiefen Schnee konnten sich die Eschenschösslinge halten, aber oberhalb der Schneedecke waren sie erfroren.¹

*Der gleiche maritime Einfluss wie auf Åland wirkt längs der Ostsee bis an die finnischen Festlandküsten. Die Vereisung des Meeres verursacht eine beträchtliche Verspätung der phänologischen Erscheinungen bei der Esche. Die Vegetationszeit wird daher kurz; der Laubfall tritt vor der Fruchtreife ein und die Früchte haben zu ihrer Reife in Finnland infolge geringerer Wärmeintensität bei zunehmender geographischer Breite kaum genügende Zeit zur Verfüzung.*²

Die Schneedecke auf Åland ist von kurzer Dauer, fast einen Monat kürzer als in Helsingfors. Sie ist maximal im Mittel 32.7 cm (1926—36, Mariehamn) hoch, ein einziger Fall von 77 cm Schneehöhe trat 1931—32 ein. Überhaupt fällt Schnee gewöhnlich nur im letzten Teil des Dezember, im Januar, Februar, März sowie im ersten Teil des April. Die Vegetationsperiode wird mit dem verspäteten Auftauen des Bodens nach Norden zu immer kürzer, so dass die

¹ Aus den Untersuchungen von JOHANSSON (1917), insbesondere aus den Maximalwerten für Åland, geht hervor, dass das Meer im Winter einen ausgleichenden Einfluss auf die Temperaturabweichungen Ålands ausübt. Die maritime Lage bringt geringere Abweichungen vom Temperaturmittel mit sich. Die Jahresisotherme für Åland ist + 4.5° C und sie umschliesst die ganze Inselgruppe, während die + 5.0°-Linie nur im Süden und Westen die äussersten Kleinschären umzieht. Im Juli wird das Klima auf Åland im Osten durch die + 15°-Isotherme und im Westen durch die + 14°-Isotherme bestimmt. Im Jahresmittel ist die Frequenz des SW-Windes 29 % aller Winde. Ausser der Wärme, die er von Südschweden mitbringt — nach JOHANSSON (1917, S. 114) ist Mariehamn ziemlich konstant 0.5° C wärmer als die mit diesem Orte verglichenen Stationen auf Åland — ist er für die anemophile Esche auch durch seine Richtung in den Tälern und an den Meeresufern von Bedeutung, wo diese Holzart aus vielen Gründen hauptsächlich auf Laubwiesen wächst.

² Die Vereisung in den Küstengegenden Finnlands verzögert die phänologischen Erscheinungen bei der Esche im Frühjahr um ca. 2 Wochen. Während die Esche in gewissen Jahren in den inneren erwärmten Teilen von Åland schon am 15. Juni fast volle Belaubung zeigt, kann sie 15—20 km weiter in dem Aussenschärgürtel auf nacktem Zweige blühen. Die gleiche phänologische Verschiedenheit habe ich in den Aussenschären von Stockholm beobachtet. Im Herbst ist der Sachverhalt umgekehrt.

Esche die lichtreiche Frühlingszeit sich nicht genügend zu Nutze machen kann.¹

Auf dem Festland im südlichen Finnland herrscht ein strengeres Klima als auf Åland. Die durchschnittliche Temperatur Finnlands an der Nordgrenze der Esche im westlichen (westl. des Meridians von Helsingfors) und östlichen Teil ist nach der Jahresfolge 1891—1920 für das ganze Jahr von KERÄNEN (1934, S. 15—18) berechnet worden.

Wie aus den Zahlenangaben KERÄNENS hervorgeht, bilden die klimatologischen Verhältnisse für *Fraxinus excelsior* hier ein grösseres Hindernis als auf Åland und in Dänemark.

Tabelle 8. Das Klima an verschiedenen Eschenlokalitäten. (S. 85.)

	Silkeborg Jütland	Fornæs Dänemark	Marie- hamn Finnland	An der Nordgrenze der Esche in Finnland		Larsmo bei Jakob- stad Finnland
				Westteil	Ostteil	
Anzahl der frostfreien Sommertage	155	187	172.7	96	98	112
Mitteldatum für den letzten Spätfrost ..	7. V.	26. IV.	26. IV.	5. IV.	6. IV.	
Mitteldatum für den ersten Frühfrost ..	10. X.	31. X.	17. X.	9. IX.	12. IX.	
Mittel der monat- lichen absoluten Mi- nimaltemperatur:						
Februar	ca. — 11°	ca. — 8°	— 15.1°	— 26°		
April	—	—	—	— 11°		
Mai	—	—	—	— 3°		
Juni	—	—	—	+ 3°		
September	—	—	— 0.6°	± 0°		
Oktober	— 2.6°	+ 0.5°	— 3.1°	— 7°		
November	— 6.5°	— 3.6°	— 11.0°	— 12°		
Mittellanzahl der Frost- tage:						
April	8.2	5.6	12.9	20		
Mai	—	—	—	7		
Juni	—	—	—	0.1		
September	—	—	—	1.2		
Oktober	4.6	1.3	3.2	14		
November	10.1	6.8	11.5	21		

¹ Nördlich der Grenze des spontanen Vorkommens von *Fraxinus excelsior* umfasst die Laubperiode in Jakobstad [am Flussufer, bei drei aus Åland stammenden Versuchsexemplaren im Alter von 16 Jahren nach der von mir für 5 Jahre (1927—1932) berechneten Durchschnittszahl] die Zeit vom 6. Juni—25. September, d. h. 112 Tage.

Vergleich 5. (Tab. 8.)

Auf Grund des früher beigebrachten Zahlenmaterials neben dem von KERÄNEN (1934, S. 15—18) erhält man für die verschiedenen Eschenlokalitäten die in Tab. 8 angegebenen Werte.

Aus Tab. 8 ist ersichtlich, dass die frostfreie Periode an der Nordgrenze in Finnland früher als in Mariehamn (Åland) und in Jütland (Dänemark) beginnt. Dagegen tritt das Ende der frostfreien Periode in Finnland abgesehen von Mariehamn fast einen Monat früher ein. Dadurch wird die frostfreie Periode in Südfinnland auf 96 Tage im Westen und 98 im Osten eingeschränkt. Larsmo bei Jakobstad (112 Tage) bildet eine mikroklimatische Ausnahme (Standort an fließendem Wasser gelegen). Åland gehört daher sommerklimatologisch zu Dänemark, während das südfinnische Festland ein kontinentaleres Klima aufweist, das gewisse russisch-sibirische Züge zeigt. Die Aussenschärenzone von Åland ist jedoch so kalt, dass freistehende Eschen erfrieren (Abb. 8). Nach der Fruchtbildung wachsen die vegetativen Sprosse schwach: die Spitzen an der Nordgrenze der Esche erfrieren (Abb. 9). Die Mindestwärme, deren eine Pflanzenart bedarf, hat man innerhalb bestimmter Grenzen festzulegen versucht. [*Fraxinus excelsior* mindestens 85 Tage mit dem Maximum über $+14^{\circ}$ und höchstens 221 Tage mit dem Minimum unter $+3^{\circ}$ (ENQUIST, 1929).] Auf ENQUISTS Zahlen sei hier nicht näher eingegangen. Die Fehlermöglichkeiten erscheinen mir nämlich so gross, dass ich eine Bearbeitung des Materiales in dieser Beziehung für nicht angebracht halte. Es sei erwähnt, dass andere Faktoren, z. B. das Vorkommen oder Fehlen von Kalk, die Vegetationsperiode so beschleunigen können, dass ein Unterschied von $1\frac{1}{2}$ Monaten entsteht (s. S. 151).

8. Vergleich zwischen Eschengebieten in Nord- und Südeuropa. Stellt man Temperaturvergleiche zwischen den nördlichen und südlichen Teilen des Verbreitungsgebietes der Esche an, so ergeben sich auf Grund der allgemeinen Höhenzunahme von der Nord- und Ostseeküste nach den Alpen zu gewisse Übereinstimmungen. VIERHAPPER (1927) spricht z. B. hinsichtlich der nordeuropäischen Landvegetation von einer Abnahme der Artenzahl bei 1. zunehmender geographischer Breite, 2. zunehmender Meereshöhe und 3. wachsendem Abstand vom Atlantischen Ozean. In Übereinstimmung damit passt sich die Vegetation an. An der norwegischen Westküste gehen die edlen Laubbäume weiter nach Norden als in dem kontinentaleren Schweden trotz der feuchten Uferwiesen im Stockholmer Schärenhof mit Kalkboden und reichen Krautwiesen in Strauch- und Waldvegetation. Wie S. 10 erwähnt wurde, reicht *Fraxinus excelsior* bis Drontheim. Eine südlichere Lage im Binnenland in Verbindung mit günstigen Wärmeverhältnissen kann jedoch der Esche nicht den phänologischen Vorteil gewähren, den ein nördlicher Ort durch unmittelbaren Meereseinfluss im Winter hat. So er-

wacht nach RITTER die erste Vegetation in Bremen 1— $\frac{3}{7}$ Woche früher als 300 km südlicher bei Giessen (160 m ü. d. M.) und bei Frankfurt (100 m ü. d. M.). In Grebenhain (Oberhessen) tritt voller Frühling nach den phänologischen Erscheinungen nur 2 Wochen früher ein als auf den 12° nördlicher liegenden Färöer, obgleich der Unterschied 7 Wochen betragen müsste (RITTER, 1919, S. 87, 90, 94).

Dieselbe temperaturlausgleichende Rolle wie das nördliche Wasserreservoir der Nord-Ostsee für Nordeuropa spielt das südliche Wasserreservoir des Mittelmeeres für Südeuropa. Vergleicht man für die Esche die vertikale Einteilung der Alpen mit der horizontalen und vertikalen Nordeuropas, so begegnet man Schwierigkeiten, weil sich mit zunehmender Meereshöhe nicht nur die Wärme, sondern auch die Luftfeuchtigkeit und damit der ganze Klimacharakter verändert, während mit zunehmender geographischer Breite z. B. in Schweden die Feuchtigkeit und damit teilweise auch die Wärme beibehalten wird. Trotzdem aber herrscht in der Vegetationsverteilung eine weitgehende Parallelität, indem jeder rein klimatologisch bedingten Vegetationsregion in Nordeuropa eine Vegetationsstufe in den Alpen entspricht. Die Alpen haben die edlen Laubbäume, die Südkandinavien kennzeichnet: *Quercus robur* und *Fraxinus excelsior* wachsen mit Vorliebe in den Auewäldern; aber daneben kommen auch viele andere Arten mit südlicher Verbreitung vor, die in Nordeuropa fehlen. Im Wiener Wald und am Vierwaldstätter See haben die feuchten Wiesen der baltischen Küste Schwedens und Ålands eine Entsprechung.

Im Mittelmeergebiet macht sich die Wärme Afrikas geltend. Unter dem Einfluss des afrikanischen Wüstengürtels steigen durchschnittlich die Höhengrenzen der Pflanzen in Spanien und Asien (KOCH, 1910). Auf dem Balkan geht die Esche an den südlichen Hängen der Gebirge höher, z. B. auf dem Rhodopegebirge, im NW 1400 m, im SW 1450 m.

Tiefeland. Das Gedeihen der Esche und ihre Widerstandsfähigkeit gegen Temperaturwechsel an der Nord-(Höhen-)Grenze hängt in hohem Grade von den begleitenden Pflanzen ab. HAUCH (1933, S. 3) weist darauf hin, dass es gefährlich sei, grosse reine Eschenbestände zu erziehen. Denn *Fraxinus excelsior* gedeiht am besten in Mischbeständen, wie unten (S. 190) erwähnt ist.

Bergland. Nach BURGER (1926, S. 72, 102, 103) beginnt *Fraxinus excelsior* ihren Zuwachs in Noville (Westschweiz) nach dem Jahresmittel 1908—1914 10 Tage früher und wächst dort 40 Tage länger als in Adlisberg (Zürich). Die Zuwachsperiode in Noville mit 86 Tagen beträgt mehr als das Doppelte derjenigen in Adlisberg (37 Tage).¹ Die Jahrestriebe werden in Noville im

¹ Eine Verdoppelung der Länge der Wachstumsperiode auf 64 Tage habe ich auch in Südfinnland künstlich erzielt, aber nur durch fortgesetztes Treiben von Sprossen auf Kosten der für das folgende Jahr bestimmten Nahrungsmenge der Endknospen.

Mittel dreimal so gross wie in Adlisberg während der betreffenden Zuwachsperioden, von denen die in Adlisberg von Anfang Mai bis Mitte Juni, die in Noville von Anfang Mai bis Ende Juli dauert.

9. Die Entlaubung. Die Entlaubung der Esche beginnt in Südfinnland zuerst in den unteren und inneren Teilen der Krone und schreitet dann in der Krone aufwärts und nach aussen fort, entsprechend der Belaubung im Frühling. Viele basale Eschenblättchen fallen einzeln ab, bevor der ganze Blattstiel sich löst.

Im allgemeinen nehmen die Blätter vor der Entlaubung einen gelblich-blassen Farbton an. KOLKWITZ (1919) erwähnt jedoch, dass *Fraxinus excelsior* Blätter abwirft, wenn noch ein deutlicher Gehalt an Chlorophyll vorhanden ist. Tritt windiges Herbstwetter ein, so werden die Blätter noch grün abgerissen.¹

Tabelle 9. Länge der Vegetationszeit der Esche. A = Aschaffenburg (nach DINGLER, 1905), J = Jakobstad, 1932.

	Verstümmelte <i>F. excelsior</i>		Normale <i>F. excelsior</i>		
	Datum	Bemerkung	Datum		Bemerkung
Erste Blattspreite entwickelt	A. 17. VI.		A. 13. V.	J. 3. VI.	A. und J.
Beginn der Blattverfärbung ..	23. X.		10. X.	18. IX.	{ Etwas schmutz- ziggrüne und fleckige Blattspreite.
Beginn der Entlaubung	27. X.	{ Nach Frost fielen die Blätter grün ab.	18. X.	25. IX.	
Völlig entlaubt	14. XI.		7. XI.	30. IX.	{ A. Die Blätter fielen grösstenteils grün ab.

¹ TH. MEEHAN (1881) beschreibt die »Color in Autumn Leaves» der Vegetation in den Salt Marches von New Jersey, wo europäische Arten oder nahe Verwandte von ihnen vorkommen. Diese zeigen eine intensivere Herbstfärbung an den Vegetationsorganen als in Europa, während *Fraxinus excelsior*, *Quercus robur*, *Alnus glutinosa* u. a. eingeführte Holzarten trotz langjähriger Kultur in Amerika keine Braunfärbung aufweisen. Da MEEHAN meint, dass die genannten Arten nach mehreren Generationen in Amerika die herbstliche Färbung annehmen, die ihre amerikanischen Verwandten zeigen, dürfte es von Interesse sein, darauf hinzuweisen, dass in Amerika vielleicht der von SCHLECHTENDAL nachgewiesene Pilz fehlt, der im Herbst bei *Fraxinus excelsior* und anderen Pflanzen die Braunfärbung der Blätter verursacht und dadurch die Entlaubung beschleunigt.

Für Aschaffenburg hat DINGLER (1905, S. 465) durch Verstümmelung von *Fraxinus excelsior* die Zeitpunkte der Laubbildung und der Entlaubung zu ermitteln versucht.

Zum Vergleich habe ich einige gewöhnliche normale Bäume in Südfinnland untersucht. Die Ergebnisse sind, soweit es sich um Daten handelt, in Tab. 9 mitgeteilt.

Es ist hier kaum angängig, die verschiedenen Jahre (1905 u. 1932) miteinander zu vergleichen; so viel geht jedoch aus Tab. 9 hervor, dass die Belaubungszeit in Jakobstad bedeutend kürzer ist (in diesem Falle 59 Tage).

2. Die edaphischen Faktoren.

A. Der Wasserfaktor.

Da der Wasserfaktor, rein physikalisch betrachtet, durch Niederschläge, Bodenfeuchtigkeit und Luftfeuchtigkeit wirkt, kann der Wasserbedarf der Esche auch in niederschlagsarmen Zeiten zum Teil durch das Sickerwasser sichergestellt werden, das von den Hängen den Wurzeln zugeführt wird oder von Wasseradern in dem porösen Boden emporsteigt.

Wo im Verbreitungsgebiet der Esche sich Trockenperioden einstellen, folgt sie gern den Wasserläufen. So dringt sie in Russland an diesen am weitesten in die Steppe vor, weil dort sowohl die Boden- wie auch die Luftfeuchtigkeitsverhältnisse am günstigsten sind.

Die Art und die jährliche Verteilung der Niederschläge bestimmen neben der Temperatur und dem Wind die Verdunstung. Die allgemeine Beschaffenheit des Bodens, seine physikalische Zusammensetzung und Tiefe sind von grösster Bedeutung für die Menge des Wassers, das der Boden an den Eschenlokalitäten enthält.

Von den im Boden vorkommenden Wassermengen spielt das Kapillar- und Grundwasser eine entscheidende Rolle für die Esche, während das hygroskopisch gebundene Wasser hier unberücksichtigt bleiben kann.

1. Der Einfluss des Niederschlages auf den Wasser-Luftzustand des Bodens. Bei Regen geht ein Teil des Regenwassers durch Verdunstung sofort oder bald verloren. Ein Teil des kapillar aufgesogenen Wassers wird infolge Verdunstung den obersten Bodenschichten entzogen. Der restliche Niederschlag dringt tiefer in die Wuchsunterlage ein und bildet einen Wasservorrat. Wo das Wasser auf Felsen oder undurchlässigen Ton stösst, fliesst es entsprechend den Neigungsverhältnissen ab und sammelt sich als Grundwasser. Die physikalischen Eigenschaften des Bodens,

seine Körnigkeit und Schichtenfolge wirken hierbei in bedeutendem Grade mit. Bröckeligkeit und Porosität werden in hohem Grade durch die chemischen Bestandteile des Bodens, beispielsweise Kalk, hervorgerufen. GRADMAN (1928, S. 92) hat eine Dreiteilung des Wasser-Luftzustandes im Boden nach folgenden Grundeigenschaften vorgenommen:

1. repletärer Zustand: zusammenhängender kapillarer Wasserkörper, aber kein zusammenhängender Luftkörper im Boden;
2. funikulärer Zustand: zusammenhängender kapillarer Wasserkörper und gleichzeitig zusammenhängender Luftkörper;
3. pendulärer Zustand: kein zusammenhängender kapillarer Wasserkörper, aber zusammenhängender Luftkörper.

Da die Esche geneigte Böden mit durchsickerndem Wasser bevorzugt, scheint der funikuläre Wasser-Luftzustand der natürliche zu sein. Die Grenzgebiete der Esche weiter hangaufwärts werden durch den pendulären Zustand, weiter hangabwärts durch den repletären gekennzeichnet. Steigt das Wasser weiter, so dass der Grundwasserspiegel sich dem Bodenniveau nähert, so tritt eine Zerstörung der tiefer liegenden Wurzelpartien und im Zusammenhang damit Beschädigungen der Krone des Baumes ein. An Moorrändern tritt diese Erscheinung als Interferenz des hohen Grundwassers und der mangelnden Durchlüftung des Bodens auf. An derartigen Lokalitäten gedeihen Exemplare mit flachem Wurzelsystem, d. h. kleine Eschenschösslinge, während die grösseren entsprechend dem steigenden Grundwasser verkümmern (Abb. 10).

Das Steigen des Grundwassers führt auch den Missstand herbei, dass die Azidität des Bodens unter Mitwirkung von Folgeerscheinungen zunimmt (ERB, 1929).

Da die Esche übermässig trockene und nasse Lokalitäten meidet, soll im folgenden eine Untersuchung der Eschenstandorte vorgenommen werden, um zu zeigen, wie orographische und stratigraphische Bodenverhältnisse geeignete Eschenlokalitäten schaffen. Diese verschiedenen Lokale sind eigens aus der Menge der untersuchten Typenlokalitäten ausgewählt, um einige der zentralen Probleme im Verhältnis zwischen der Esche und ihrem Substrat zu beleuchten.

2. Die Dichtung des Bodens durch Sickerwasser. Die Esche verträgt nicht, dass das Grundwasser bei durchlässigem Untergrund zu tief sinkt. Allerdings sind die Keimpflanzen von *Fraxinus excelsior* nicht imstande, die Wurzeln bis an die wasserführenden Schichten zu führen, wenn auch ältere Bäume mit tieferen Wurzeln dort genügend Wasser erhalten können. Beim Sinken des Grundwassers wird daher in erster Linie der Jungwuchs getroffen. Erst durch dauernde Schlammablagerung kann sich ein aus Kies und Sand bestehender poröser Boden so verfestigen, dass das Grundwasser bis in die Wurzelregion steigt. Ein besonders gut geeignetes Unter-

suchungsgebiet ist die sandige Karelische Landenge mit ihren Osen. Meine Aufmerksamkeit richtete sich daher besonders auf die ca. 80 m ü. d. M. gelegene Eschenlokalität bei Pähkinämäki (Valkjärvi, Karelische Landenge).

Pähkinämäki. Die Fortsetzung des früh gesenkten Sees Punnusjärvi bildet ein 4 $\frac{1}{2}$ km langes und ca. 1 km breites flaches Tal mit fruchtbarem Wieseboden. Die Talsohle liegt nach der topographischen Karte Finnlands 17—21 m ü. d. M., der Seespiegel des Punnusjärvi 16.6 m ü. d. M. Das Tal ist an drei Seiten von hohen Osen umgeben, während es sich im NW nach dem See zu öffnet. Nach der Karte finden sich südlich des Tales in dem Dorf Suontaka 82, 107, 95,2 m hohe Hügel, im E 125,2 m und im N 128,9 und 128,2 m hohe Erhebungen. Die Einrahmung des Tales ist sehr scharf, da die Oshänge 20—30° geneigt sind. Die Stratigraphie der Ose habe ich an der Eschenlokalität bis in eine Tiefe von 2 $\frac{1}{2}$ m untersucht und gefunden, dass die Oberfläche aus 30—50 cm in den Sand eingespülten Humuspartikeln bestand; darunter lagen feinere Ausspülpungsprodukte, Feinsand und Ton in einer Mächtigkeit von 70—80 cm; dann folgte Glazialsand mit deutlichen Jahresgrenzen von tonhaltigem Material.

Auf den Osrücken und Plateaus um die Eschenlokalität herum zeigte der Boden infolge Podsolierung eine Schichtung: zuoberst eine dünne Humusschicht, darunter Bleicherde und eine ganz schwache Anreicherungsschicht, denn der poröse Boden hatte talabwärts Auswaschung ermöglicht. Auch die als Jahresablagerungen auftretenden ca. 1 cm Sand und 0.5 cm Lehm enthaltenden Schichten wiesen gute Durchspülung und Durchlüftung auf.

Eine Verschlammung des Bodens bedeutet in diesem Sandgebiet natürlich einen Vorteil für die Vegetation. Der funikuläre Wasser-Luftzustand kann dann leicht aufrecht erhalten werden und zwar um so mehr, als das Gefälle stark ist und der Abfluss rasch vorsichgeht. Aber mit der grösseren Geschwindigkeit des Niederschlagswassers ist auch ein gesteigertes Transportvermögen verbunden. Bei jeder Tiefenbohrung zeigte sich, dass die von dem Os herabgespülten feineren Partikeln nach den Neigungsverhältnissen der Oberfläche in verschiedene Tiefe mitgeführt waren.

Unter der Bodenoberfläche war eine Infiltrierung von Humuspartikeln in abnehmender Mächtigkeit festzustellen. Infolgedessen waren die Feuchtigkeitsverhältnisse in der Oberflächenschicht gleichmässiger. Da der Os an den Hängen Seitenausläufer bildet, sammelt sich das Wasser konvergierend von drei Seiten in Rinnen.

Mit den Jahren bildet sich Streu, die infolge des günstigen Durchwässerungszustandes jährlich schnell zerfällt und zur Entstehung einer stärkeren Humusschicht beiträgt. Von dieser versickern kleine Partikeln mit dem Wasser in den Sand und färben diesen bis in eine Tiefe von 1 m schwarz.¹ Bei Dezimeter für Dezimeter abwärts vorgenommener Ausschlammung der Bodenproben konnten die Partikeln unterschieden und der Umgestaltungsprozess der Bodenarten vom Osboden bis zur sandhaltigen Humusschicht festgestellt werden.

Sobald der Boden verdichtet ist, so dass ein funikulärer Wasser-Luftzustand an der Lokalität eintritt, kann sich *Fraxinus excelsior* als neue Pflanze an der

¹ Nach HESSELMAN (1910, S. 91 ff.) begünstigt sauerstoffhaltiges Sickerwasser die Entstehung einer mesophilen Bodenflora, durch welche die Humusbildung beschleunigt wird.

Tabelle 10. Bodenbeschaffenheit und pH bei Pähkinämäki. (S. 93.)

I. Nordwestl. der Eschenlokalität, an der die Esche vermutlich ausgerottet ist. Ehemal. Wohnstelle bei Pähkinämäki.

Bodenart	Tiefe im cm	pH-Wert
Humus, Sandbeimischung	0—10	5.2
Humus und Sand	10—20	4.8
» » »	20—30	5.0
» » »	30—40	5.0
Sand und Lehm mit etwas Humus	40—50	5.0

Tabelle 11. Bodenbeschaffenheit und pH bei Pähkinämäki. (S. 93.)

II. Bei der Eschenlokalität (a) in einem feuchten Seitental mit frisch gefällten Eschen. Zur Heugewinnung gerodeter Boden. Die Proben innerhalb des Wurzelgebietes der Esche am 9. VII. 1935 genommen.

Bodenart	Tiefe in cm	pH-Wert
Humus, torfartig	0—10	4.8
» »	10—20	4.8
» »	20—30	5.4
Sand mit Lehm, etwas Humus..	30—40	5.0
Sand mit Lehm und infiltrierte Humuspartikeln	40—50	4.6

Tabelle 12. Bodenbeschaffenheit und pH bei Pähkinämäki. (S. 93.)

III. Eschenlokalität (b) mit dichter und deckender Untervegetation nach dem Pflanzenverzeichnis in Tab. 13. Die Proben aus der Rhizosphäre der Esche am 9. VII. 1935 genommen.

Bodenart	Tiefe in cm	pH-Wert
Humus mit Sand, Korngrösse 1—0.5 mm	0—10	4.8
»	10—20	4.8
Humus mit stärkerer Sandbeimischung (bis zu 40% vom Volumen)	20—30	4.8
»	30—40	—
Feinsand mit Humus in gleichem Volumprozent	40—50	4.8
Feinsand mit etwas Humus	50—60	4.4
Feinsand mit Humuspartikeln ..	60—70	4.2
Feinsand bis in unbekannte Tiefe	70—	—

Tabelle 13. Die Vegetation bei Pähkinämäki.¹ (S. 93.)

	Deckungsgrad	Chromosomenzahl, n-Zahl	Diploid = d Polyploid = p		Deckungsgrad	Chromosomenzahl, n-Zahl	Diploid = d Polyploid = p
<i>Pinus silvestris</i> , ge- mischt mit				<i>Scirpus silvaticus</i>	2	31	p
<i>Populus tremula</i>		19	d	<i>Melica nutans</i>	1	9	d
<i>Betula verrucosa</i>		14	d	<i>Calamagrostis</i> sp.	1	—	
<i>Alnus incana</i> , m. Grup- pen von		—		<i>Dactylis glomerata</i> ..	1	14	p
<i>Corylus avell.</i> , vereinz.		14	d	<i>Luzula campestris</i> ..	1	9	d
<i>Salix caprea</i>		19	d	<i>Paris quadrifolia</i>	2	10?	p
<i>Sorbus aucuparia</i>		17	d	<i>Convallaria majalis</i> ..	2	18	p
<i>Prunus padus</i>		16	p	<i>Calla pal.</i> , stellenw. ...	5	—	
<i>Ribes nigrum</i>		8	d	<i>Rumex</i> sp.	1	—	
<i>Lonicera xylosteum</i> ..	ca. 9	d		<i>Ranunculus polyanth.</i>	1	8	d
<i>Rhamnus frangula</i> ..	—			<i>Geranium silvaticum</i> ..	3	—	
» <i>cathartica</i> ..	—			<i>Hypericum maculat.</i> ..	2	8	d
<i>Viburnum opulus</i>	9	d		<i>Oxalis acetosella</i>	2	11—12	p
<i>Fraxinus excelsior</i> , ver- einz.		23	d	<i>Vicia sepium</i>	3	7	d
Hangabwärts dichtes Erlengebüsch mit				<i>Trifolium medium</i>	1	ca. 40, 48	p
<i>Humulus lupulus</i> in 4—5 m Höhe	3	10	d	<i>Geum rivale</i>	2	21	p
Untervegetation;				<i>Fragaria vesca</i>	1	7	d
<i>Filipendula ulm.</i> , stel- lenweise deckend, 1.5 m hoch	10	—		<i>Pimpinella saxifraga</i> ..	1	9, 18	
<i>Urtica dioeca</i> , stellen- lenweise deckend, 1.5 m hoch	10	24	p	<i>Aegopodium podagr.</i> ..	1	22	p
<i>Rubus idaeus</i> , stellen- weise deckend, 1.5 m hoch	9	7	d	<i>Lysimachia vulgaris</i> ..	3	14	p
<i>Athyrium filix femina</i>	3	—		<i>Viola riviniana</i>	2	20	p
<i>Equisetum silvaticum</i>	2	—		<i>Melampyrum nemor.</i> ..	2	—	
<i>Pteris aquilina</i>	3	—		<i>Rhinanthus minor</i> ..	1	7	d
<i>Juncus conglomeratus</i>	2	—		<i>Scutellaria galeric.</i> ..	1	ca. 16	p
				<i>Stachys silvatica</i>	2	—	
				<i>Prunella vulgaris</i>	2	16	p
				<i>Origanum vulgare</i> ..	2	—	
				<i>Campanula rotundif.</i> ..	1	34	p
				» <i>trachelium</i> ..	2	17	p
				<i>Galium boreale</i>	2	22, 33	p
				» <i>mollugo</i>	2	(11), 22, 33	p
				<i>Knautia arvensis</i>	2	20	p
				<i>Gnaphalium silvat.</i> ..	1	—	
				<i>Centaurea phrygia</i> ..	1	11	d

Insgesamt d : p = 19 : 19

¹ TISCHLER (1935) und ROHWEDER (1936) haben die Pflanzen und ihre wahrscheinliche chromosomale Struktur auf den geologisch jungen Böden in Schleswig-Holstein untersucht. Unter der Voraussetzung, dass ihre Werte auch

jetzt geeigneten Wuchsstelle einfinden. Kalk konnte weder in Form von Schalenablagerungen noch mineralischer Bodenbestandteile nachgewiesen werden. Auch die pH-Werte deuteten nicht auf Kalk im Boden hin.

An mehreren Stellen wurden Bodenproben genommen, teils zur Bestimmung der Bodenart und Schichtenfolge, teils zur Feststellung des Aziditätsgrades in den stark veränderten oberen Schichten; alle Proben zeigten niedrige pH-Werte im Vergleich zu den Proben von den kalkhaltigen Eschenlokalitäten auf Åland. Sie wurden am 9. VII. 1935 genommen und ergaben die Werte in Tab. 10—12.

Der Boden war am Abhang trotz eines Gefälles von 20—30° recht feucht durch aufsickerndes Grundwasser und in den vom Wasser gegrabenen, gewundenen Furchen talabwärts sogar so nass, dass das Wasser stellenweise über die Füße lief. Um die gewundenen nassen Erosionsfurchen am Abhang waren zerstreute Eschen aufgewachsen, höchstens ca. 15 m hoch und mit einem Durchmesser von 23 cm, teilweise abgeschlagen, wenn auch mit reichlichem Stockauschlag. Da der nördliche Kamm des Oses einen Mischwald von hochstämmigen Kiefern und Birken trägt, hat die Esche, die mitten auf dem Abhang wächst, einen dichten Vegetationsschutz. Der stark nach S geneigte Hügel Pähkinämäki mit einem Areal von ca. 1—2 km Länge und ca. 0.2 km Breite hat daher ein Mikroklima, das einer bedeutend südlicheren Lage entspricht. Solange das Wasser des Sees Punnusjärvi den Osrand bespülte, war keine Nachtfrostgefahr während der Vegetationszeit der Esche vorhanden.

Diese günstige Eschenlokalität muss also entstanden sein durch die Anhäufung von Boden- und Nahrungsstoffen, die das Grundwasser infolge der ungewöhnlich günstigen topographischen Verhältnisse aus dem Ose hangabwärts

für andere Standorte gelten als die, von denen die untersuchten Exemplare stammten (in diesem Falle bis auf wenige Ausnahmen für das Ostseebecken), werden im folgenden einige Tabellen betreffend die *Fraxinus*-Lokalitäten mitgeteilt. Die n-Zahlen der Chromosomen sind nach TISCHLER (1935), ROHWEDER (1936) und den Tabulae Biol. sowie für *Fraxinus excelsior* nach SAX und ABBE (1932) angegeben.

Es gibt bekanntlich eine grosse Anzahl von Fällen (beispielsweise Getreidearten, *Chrysanthemum*-, *Viola*-Arten), bei denen nahe verwandte Arten verschiedene Chromosomenzahlen aufweisen, die ein Vielfaches der Grundzahl bilden (z. B. 8, 16, 24, 32). Die umfangreiche Literatur auf zytologischem Gebiet, die derartige Fällen behandelt, scheint zu zeigen, dass die polyploiden Formen z. T. infolge von Arthybridisation mit darauffolgender Störung im Zellteilungsmechanismus entstanden sind. In Ermangelung unmittelbarer zytologischer Untersuchungen an den einzelnen Pflanzen der Eschenstandorte sei auf die Arbeiten der oben genannten Forscher hingewiesen. Nachdem hier vorläufige Pflanzenverzeichnisse mitgeteilt sind, werde ich später (S. 185) auf die Frage der Polyploidie der Pflanzen auf kalkhaltigem Boden zurückkommen. Im Hinblick auf die folgenden Tabellen für die genetische Struktur der Pflanzen (so weit die Chromosomenzahl bekannt ist) sei hier nur betont, dass z. B. das Pflanzenverzeichnis für den Pähkinämäki das Verhältnis 19 : 19 zwischen diploiden und polyploiden Pflanzen, d.h. 50 % : 50 % aufweist. Auf kalkhaltigem Boden scheint eine Verschiebung zugunsten der polyploiden Pflanzen einzutreten. Da der Wasserfaktor am besten hier weiter behandelt wird, ist vorläufig von einer weiteren Erörterung abgesehen worden.

verfrachtet hat. Infolgedessen hat sich der Boden mit der Zeit verbessert und haben sich die Pflanzen eine nach der andern hier angesiedelt. (s. Tab. 13.)

In der reichen Untervegetation fand ich Eschenkeimlinge nur an einer Stelle, obgleich die Eschen hie und da reichlich Früchte angesetzt hatten. Daneben befanden sich meterhohe Schösslinge mit raschem Wachstum und langen Internodien. Durch die deckende Untervegetation wurden die humusbildenden Vorgänge beschleunigt und das Fehlen von Streu deutete auf rasche Zersetzung. Die Jahresringe der Esche betrugen daher auch 3—5 mm im Maximum, an der Eschenlokalität (b) mit geschlossener Vegetation 5 mm. Die Stämme waren etwas krumm. Wo Eschen gefällt worden waren, hatte sich Stockausschlag gebildet. Das Eschenholz war frisch und ungewöhnlich fest, so dass der Zuwachsbohrer nur schwer eindringen konnte.

Zum Vergleich sei hier die Analyse eines anderen Eschenstandortes mitgeteilt.

Tiirismaa. Am östlichen Abhang des *Tiirismaa* (beim Gehöft Messilä) nordwestlich der Stadt Lahti, Finnland, findet sich eine Eschenlokalität, wo die Durchwässerungsverhältnisse durch den Moränenboden mit Blockeinlagerung bedingt sind. Die Neigung beträgt nur 8°. Da die Blockmassen hier auf der östlichen Seite des *Tiirismaa* nur zum Teil mit Verwitterungsprodukten und angehäufter Streu überlagert sind, konnte der Erdbohrer nur bis in eine Tiefe von $\frac{1}{2}$ m eindringen. Kalk im Boden konnte nicht festgestellt werden, allerdings fanden sich viele Blöcke verwitternden Feldspats. Mit dem Sand waren eingeschlammter Humus und Pflanzenteile vermengt, wodurch die Wasserkapazität etwas verbessert worden war.

Tabelle 14. Die Untervegetation am *Tiirismaa*.

	Deckungsgrad	Chromosomen- zahl, n-Zahl	Diploid Polyloid		Deckungsgrad	Chromosomen- zahl, n-Zahl	Diploid Polyloid
<i>Athyrium filix femina</i>	1	—		<i>Angelica silvestris</i> ..	3	11	d
<i>Agropyron repens</i> ..	2	21	p	<i>Hypericum perforat.</i>	2	16	p
<i>Dactylis glomerata</i> ..	3	14	p	<i>Epilobium</i> sp.	1	—	
<i>Urtica dioeca</i>	3	24	p	<i>Veronica officinalis</i> ..	1	16 (18)	p
<i>Aquilegia</i> sp.	2	—		<i>Polemonium caeruleum</i>	2	—	
<i>Geum rivale</i>	3	21	p	<i>Campanula rotundif.</i>	2	34	p
<i>Fragaria vesca</i>	2	7	d	<i>Melampyrum pratense</i> ..	2	9	d
<i>Filipendula ulmaria</i>	5	—		<i>Galium mollugo</i>	3	(11) 22, 33	p
<i>Rubus idaeus</i>	3	7	d			27	
<i>Vicia sepium</i>	2	7	d	<i>Hieracium umbellat.</i>	2	9, $\frac{27}{2}$	
<i>Trifolium medium</i> ..	3	ca. 40, 48	p				
» <i>pratense</i> ..	3	7	d				
<i>Oxalis acetosella</i> ..	2	11—12	p				
				Insgesamt d : p = 6 : 10			

Auf einer geneigten Fläche von ca. 100 m Länge und 50 m Breite standen einzelne Eschen aller Dimensionen, von Keimlingen bis zu verfallenden alten Exemplaren.

Die Vegetation bestand aus *Picea abies* und *Pinus silvestris* (in höheren Lagen auf dem trockeneren oberen Teil des Abhanges im Westen) sowie aus vereinzelten Exemplaren von *Acer platanoides*, *Tilia cordata*, *Sorbus aucuparia*, *Prunus padus*, *Lonicera*. Die Untervegetation ist in Tab. 14 angegeben.

Diese beiden Eschenlokalitäten (Pähkinämäki und Tiirismaa) liegen an Binnenseen (Punnusjärvi und Vesijärvi) auf Hängen mit porösem Boden und schnell durchsickerndem Wasser. Dadurch dürfte u. a. die Durchlüftung, der Transport von Nährstoffen und das pH in günstiger Richtung beeinflusst werden und somit mehrere gute edaphische Faktoren der Esche zur Verfügung stehen. Hier gibt es m. a. W. edaphisch gute »Inseln« mit Eschenvegetation.

3. »Abkriechende« Böden.¹ Poröse Böden mit so tief sinkendem Grundwasser, dass das Wasser nicht kapillar in das Wurzelgebiet aufsteigen kann, habe ich an vielen Stellen in Dänemark angetroffen. Die Randgebiete der Eschenlokalitäten in Klampenborg (Fortunen, NE-Seeland) bestehen aus stark durchlässigen Böden, so dass auf ihnen keine Verjüngung möglich ist, da der Samen zum Keimen keine genügende Feuchtigkeit hat. Auch die 1 m hohen *Fraxinus*-Pflanzen, die gesetzt worden waren, konnten nicht fortkommen.

Bei stärkerem Gefälle können die Verwitterungsprodukte in grösseren Mengen mit dem Wasser fortgeführt werden, so dass die darunter liegenden wasserführenden Schichten so entblösst werden, dass die Wurzel genügende Feuchtigkeit im Boden findet. Solche Lebensverhältnisse der Esche hat ROSENKRANZ (1925) für den Wiener Wald näher untersucht.

Es ist seit langem bekannt, dass auf mehreren Bergen im Wiener Wald über ca. 450 m Höhe die weiter unten vorherrschende Rotbuche durch die Esche ersetzt und dass diese von einer reicheren Untervegetation begleitet wird. Die Ursache des Auftretens dieser feuchtigkeitsbedürftigen Pflanzenassoziationen glaubt ROSENKRANZ in der grösseren Luft- und Bodenfeuchtigkeit der Gipfelregion gefunden zu haben, eine Folge der oft vorkommenden Nebel und des »Abkriechens« des Schuttes, wobei die von den Verwitterungsprodukten gebildete Bodendecke weniger mächtig wird und das Sickerwasser weniger tief eindringt.

Die Eschenstandorte, die ich im Wiener Wald untersucht habe, lagen an Bächen, wo die Eschenwurzel noch Kontakt mit dem Grundwasser hatte. Beim Linzinger Tiergarten zeigten die Bodenproben an der Oberfläche den

¹ Böden, auf denen die oberste Bodenschicht vom Wasser fortgespült oder sonstwie entfernt ist, so dass die wasserführende Schicht entblösst ist, habe ich nach ROSENKRANZ (1925) »abkriechende« Böden genannt.

pH-Wert 7.3, was auf Kalkgehalt im Boden und dadurch verursachte verbesserte Wasserkapazität deutet. Da das hügelige Gelände ein Gefälle von 10—30° hatte, litt der Boden sowohl in den nach E wie nach S exponierten Lagen unter grosser Trockenheit in der Oberschicht (28. VI. 1933). In einer Höhe von 300 m fanden sich ältere Exemplare von *Fraxinus excelsior*, deren Wurzeln an den gegen Gebirgsbäche geneigten Hängen tief in den lockeren Boden drangen. Jüngere Individuen fehlten oder kamen nur spärlich vor, wenn nicht Felsuntergrund das Wasser an die Oberfläche führte.

Tabelle 15. Untervegetation beim Linzinger Tiergarten, Wiener Wald.

Pflanzenart	Deckungsgrad	Chromosomenzahl, n-Zahl	Diploid	Polyloid	Pflanzenart	Deckungsgrad	Chromosomenzahl, n-Zahl	Diploid	Polyloid
<i>Avena pubescens</i>	2	8, 14			<i>Anthyllis vulneraria</i> . .	3	6	d	
<i>Bromus</i> sp.	1	—			<i>Agrimonia eupatoria</i> . .	3	—		
<i>Lotus corniculatus</i> . .	3	6	d		<i>Potentilla</i> sp.	1	—		
<i>Medicago lupulina</i> . .	2	8	d		<i>Plantago lanceolata</i> . .	3	6	d	
<i>Vicia</i> sp.	3	—			<i>Knautia arvensis</i>	3	20		p
<i>Melilotus officinalis</i> . .	2	8	d		Insgesamt d : p = 5 : 1				
<i>Filipendula hexapetala</i> .	4	—							

Im Gegensatz zu der vorhergehenden Eschenlokalität war bei Ebenfurth, Gloggnitz, Bruck a.M., Velden und am Wörther See in Deutschland der Boden so mächtig, dass die Esche nur an den wasserreichen Bachufern in V-förmigen Tälern fortkommen konnte.

4. Zusammenfassung und Vergleichung. Die oben (S. 89—96) beschriebenen Böden haben infolge ihrer Durchlässigkeit geringen Wassergehalt. An derartigen Pflanzenlokalitäten gedeihen im allgemeinen nur ältere Eschenindividuen mit tiefdringenden Wurzeln. Auf Åland entstehen solche Eschenlokalitäten auf den höheren, durch die Landhebung trocken gewordenen Strandflächen unterhalb von Felsen. Die Jungeschen ziehen sich dementsprechend mit dem sinkenden Grundwasser an das Ufer zurück, während die älteren Eschen allmählich eingehen und Arten mit geringeren Ansprüchen an Wasser wie *Sorbus*, *Populus*, *Juniperus* Platz machen. Bei ähnlichem Wasser-Luftzustand stehen auch in Felsschluchten aufgewachsene Eschen. Die vorhandene Wassermenge ist bald verbraucht und im Zuwachs tritt ein Stillstand ein. Auf den Ålandsinseln sind alle Stadien des Eschen-

wachstums vertreten von üppigem Wachstum bis zur Verkümmern infolge zu dünner Bodenschicht und geringen Wassergehalts. Auch auf den harten Tonböden ist die Sommertrockenheit aus demselben Grunde besonders schädlich. Bei Anpflanzung auf trockenen Hofplätzen kann die Esche, wenn die Wurzeln besseren Boden erhalten und zeitweilig bewässert werden, in tiefere, wasserreichere Schichten eindringen. Das Wurzelsystem entwickelt sich dann über die normale Grösse, während die Krone verhältnismässig klein bleibt. Diese Plastizität ermöglicht es der Esche, auf verschiedenen Lokalitäten fortzukommen, wenn andere Faktoren ausgleichend einwirken. Meist verkümmert jedoch die Krone infolge Zweigabfall.

5. **Durch Landhebung und Akkumulation geschaffene Eschenstandorte.** In den nördlichen Teilen des Grenzgebietes der Esche hat man in den Küstengegenden z. B. auf Åland mit der säkularen Landhebung zu rechnen. Diese wirkt entwässernd auf die Strandböden, die sich langsam verändern, so dass die höheren Strandpartien ausgelaugt werden und verarmen, während die tiefergelegenen Nahrung aufspeichern. An solchen Stellen rückt die Esche im Kampf ums Dasein in die neue Strandzone vor. Die einzelnen Phasen dieses Vordringens hängen mit verschiedenen Faktoren zusammen. Beim Häxberg (Lemland, Jersö auf Åland) gibt es ein sehr geeignetes Spezialgebiet zum Studium dieser Erscheinung auf Verlandungsboden. Unterhalb des Häxberges findet sich eine nach Norden offene Meeresbucht, die von Felsen umrahmt wird, welche im Westen so hoch sind, dass die Bäume völlig geschützt sind. Hier wächst eine üppige Vegetation mit Eschen. Der Boden ist von verschiedener Beschaffenheit. Am Fusse der Felsen liegen so dicht gepackte Felsblöcke, dass nur mit Schwierigkeit eine Stelle für den Erdbohrer gefunden werden konnte. Drei besondere Abschnitte wurden untersucht.

Häxberg. a) An der *östlichen Seite der Bucht* fand sich ein Blockwall, zwischen den Blöcken in 50 cm und grösserer Tiefe eine harte Bodenschicht von kalkhaltiger Moräne, die schon in 60 cm Tiefe bei Salzsäurebehandlung aufbrauste. Die Höhe ü. d. M. betrug hier ca. 75 cm, der Abstand vom Wasserrand 20 m. Die 10 cm dicke Humusschicht auf und zwischen den Steinen wirkte durchlüftend auf das Kapillarwasser. Die reiche Vegetation zeigte Uferwiesentypus mit *Sesleria*-Assoziationen. Wiederholte Bohrungen im Meeresboden am Ufer ergaben 30—40 cm Schwemmsand und darunter Kalkmoräne bis in unbekannte Tiefe.

b) An der *südlichen Seite der Bucht* wies der Boden in 80 cm Tiefe Schwemmsand auf, darüber eine von den Meereswellen akkumulierte grobkörnigere Sandschicht von 30—40 cm Mächtigkeit. Ca. 30 m landeinwärts lag der Blockwall, der oben unter a) beschrieben worden ist. Die akkumulierten Sandschichten und Blockwalle waren durch eine haffartige *Carex*-Wiese (Fläche 2—3 a) vom Meere getrennt.

Unter der *Carex*-Wiese lag die genannte kalkhaltige Moräne in einer Tiefe von 50 cm. Es scheint also, als ob dieses *Carex*-Gebiet als Wasserreservoir für

das tiefer gelegene Uferwiesengebiet diene und bei zunehmendem Niederschlag sein überschüssiges Wasser über die Block- und Sandschwelle an die *Seslevia*-Wiese abgebe. Kalkhaltiges Wasser fließt somit gegen die Pflanzenwurzeln, auch wo diese die Grundmoräne nicht erreichen. Die Sandschicht dient somit zur Befestigung der Wurzeln; die Nahrung wird mit dem Wasser aus der Umgebung zugeführt, so wie man bei einer Kultur auf Sägemehl oder in Wasser die berechneten Nahrungsmengen in löslicher Form gibt.

c) An der westlichen Seite der Bucht trat dieselbe Grundmoräne in 80 cm Tiefe in der *Scirpus uniglumis*-Zone am Wasserrande auf. Darüber lag Schwemmsand mit einer *Alnus glutinosa*-Formation und 32-jährigen Eschen in einem hohen Wall von verrottetem Laub und Baumzweigen. Die Humusschicht war nur 7 cm tief. Innerhalb des Walles fand sich wieder eine »Haffbildung«, die von den höher gelegenen Felsenhängen Sickerwasser auffing. Die ausgewaschenen Nahrungsstoffe rannen dann von dem Wasserreservoir aus nach den in dem akkumulierten Strandwall befindlichen Wurzeln der Esche (20. VII. 1932).

a, b und c geben die sukzessiven Stadien an, die die Entstehung der litoralen Strandwälle bezeichnen, a den vom Eise zusammengeschobenen Blockwall, b ausserdem den vom Meere aufgeschütteten Schwemmsand, c ferner die von der Vegetation mit ihren bindenden Wurzeln und aus verrottetem Laubwerk gebildetem Humus. Da als Betrag der Landhebung für Åland ca. 0.50 m in 100 Jahren angenommen wird, erhält eine *Fraxinus*-Wurzel jährlich einen durch die Landhebung verursachten Zuschuss an Wurzelgebiet von 5.0 mm + akkumulierte Schwemmprodukte. Daher können sich *Fraxinus excelsior*-Pflanzen unmittelbar oberhalb der Hochwassergrenze weiter entwickeln und durch *Alnus glutinosa* gegen Sonne und Wind geschützt gut gedeihen.

Lillholmen, östliches Lemland, Åland, zeigt eine interessante Akkumulation von Substrat für einen neuen Eschenstandort und zwar an der offenen ungeschützten Westküste des 6—9 km breiten Föglö-Fjärdes.

Auf schwach geneigtem Blockstrand, 7 m vom Wasser entfernt und 0.44 m ü. d. M., fand sich ein vom Hochwasser angeschwemmter Wall, in der Hauptsache aus *Fucus vesiculosus*-Fragmenten bestehend. Unter diesem Tangwall lagen vom Eis zusammengeschobene Blöcke, eingebettet in eine bei Salzsäurebehandlung aufbrausende lehmartige Grundmoräne. Infolge des nahen Meereswassers waren die lehmartigen Bestandteile der Moräne breiartig, kolloidal. Auf dem Tangwall wuchs *Fraxinus excelsior* in zahlreichen jüngeren Exemplaren (4—8 m Höhe und 5—9.5 cm Brusthöhendurchmesser), die eine dichte Palisade bildeten. Der Eschenstandort war darum besonders interessant, weil die Esche hier vor der *Alnus glutinosa*-Front ungeschützt wuchs. Der Höhenzuwachs war geringer, aber die Jahresringe stärker, 4—5 mm.

Von einigen Eschen wurde die Wurzel ausgegraben und reingespült. Es zeigte sich dann, dass das Wurzelsystem einseitig ausgebildet war, indem fast alle Wurzeln nach der Landseite wuchsen, nur einige kleinere Wurzeln sich unter dem Tangwall parallel mit dem Meeresufer vortasteten. Die Wurzeln

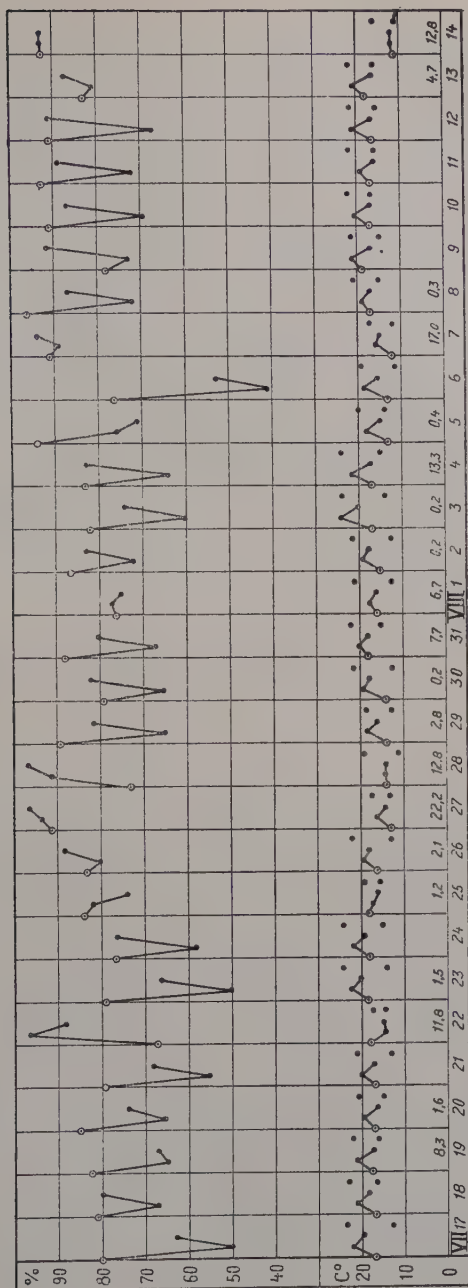
meiden also die litorale Zone. [Einen ähnlichen Fall von einseitiger Wurzel-ausbildung fand ich auch bei einigen Eschen, die an der Weichsel 5 km von Warschau wuchsen.] Die Wurzel sucht also die günstigsten Stellen innerhalb des Wurzelgebietes auf, an trockenen Stellen abwärts, an feuchten aufwärts in die Oberflächenschicht dringend.

Im Zusammenhang mit diesem Bestreben der Wurzeln feuchte Bodenschichten zu erreichen, steht ihr Streben nach einem geeigneten nährstoffreichen Sorptionskomplex im Substrat (s. S. 153 u. 155).

6. Die Bodenfeuchtigkeit. Verschiedene Versuche über die Bedeutung der Bodenfeuchtigkeit für den Zuwachs scheinen zu zeigen, dass der Zuwachs mit steigendem Wassergehalt zuerst rasch, dann immer langsamer zunimmt (LUNDEGÅRDH, 1925, S. 158). In der freien Natur macht sich jedoch die Einwirkung anderer Faktoren bald geltend. Mit der Zunahme der Bodenfeuchtigkeit verringert sich die Durchlüftung des Bodens. Bei Eschenlokalitäten, bei denen das Wasser das Wachstum der Wurzeln besonders stark beeinträchtigt, dürfte auch mangelnde Durchlüftung von primärer Bedeutung gewesen sein. Bei verminderter Luftzufuhr stellt sich nämlich auch eine Verringerung der Tätigkeit der aeroben Bakterien und infolge davon eine Störung in der Kohlensäureproduktion ein. Eine Reihe von Faktoren, und zwar teils positiv, teils negativ wirkenden, spielt also für den Zuwachs eine Rolle.

Um den Einfluss des Wassergehalts auf den Zuwachs der Esche experimentell festzustellen, habe ich in erster Linie Wuchsstellen auf ebenen Böden gewählt, wo die Wasserzufuhr in horizontaler Richtung gering ist. Um Fälle mit Wasserzufuhr in vertikaler Richtung auszuschalten, habe ich Wuchsstellen auf flachem Felsgrund gewählt. Die Bodentiefe auf dem Felsen betrug bei einer Versuchsesche 20 cm. Das Grundwasser kann dann unberücksichtigt bleiben, unter der Voraussetzung, dass der Niederschlag keine Wasseransammlung auf dem Felsgrund veranlasst. Man hat dann nur mit dem kapillaren Wasser für das Wachstum zu rechnen. Der Wassergehalt im Boden kann bestimmt werden. Bei Austrocknung durch Verdunstung und Transpiration besteht die Möglichkeit, durch Zuführung der nötigen Wassermengen eine konstante Feuchtigkeit im Boden zu erhalten. Es liegen Versuche von drei Jahren vor.

Im Jahre 1934 wurde keine Bewässerung vorgenommen (Bot. Gart., Helsingfors). Die Sprossstreckung der Eschenschösslinge hörte am 17. Juli auf, als die für die Esche erreichbare Bodenfeuchtigkeit verbraucht war. Die Zuwachskurve für 1935 zeigt einen analogen Verlauf: Stagnation im Längenzuwachs trat in der Zeit vom 12.—15. Juli ein. Es liess sich also annehmen, dass der Längenzuwachs für dieses Jahr bei den Eschenschösslingen in Übereinstimmung mit dem vorhergehenden Jahr abgeschlossen war. Zu diesem Zeitpunkt des Stillstandes wurde reichlich Wasser zugeführt, und durch teilweise Überdeckung einiger Eschenschösslinge während 24 Stunden, wobei nur die Spitzen



Diagr. 3. Feuchtigkeit in %, Temperatur in C° und Niederschlag in mm nach der Meteor. Zentralanst., Helsingfors 1935. Die Untersuchungen zeigen, dass 70—80 % relative Luftfeuchtigkeit für das Längenwachstum der Esche während der letzten Zuwachszzeit optimal sind. Die Luftfeuchtigkeit ist täglich vom 20. V. bis 14. VIII. 1935 auf Millimeterpapier für 7. 14 und 24^h (oben) mit ∇ eingetragen worden, ebenso (unten) die Temperaturzahlen mit \bullet ; zu demselben Zeitpunkt sowie die Maximal- und Minimaltemperatur [durch Punkte (•) bezeichnet]. Die Menge der Niederschläge in mm ist nur mit Zahlen bei den entsprechenden Tagen im Schema eingetragen worden. Erklärung s. Text.

frei waren, konnte eine Verlängerung der Längenzuwachspanode erreicht werden. Die Überdeckung hatte den Zweck, die relative Luftfeuchtigkeit (70—80 %) im Laubwerk der Eschenschösslinge, die am 7., 8., 9. und 10. Juli niedrig war (meist etwa 60 %, s. Diagr. 3) zu bewahren. Die Überdeckung wurde mit zunehmender Länge viermal vorgenommen. Das stufenförmige Ansteigen der Zuwachskurve (Diagr. 2, S. 65) zeigt das jedesmalige Resultat. Dieser Anstieg nimmt jedoch mit der Zeit ab, auch bei nicht überdeckten Kontrollschösslingen. Die Überdeckung könnte vielleicht auch anders wirken, d.h. durch herabgesetzte Assimilationstätigkeit ein besseres Verhältnis zwischen Mineralstoff und Kohlenhydrate hervorbringen und dadurch den Längenzuwachs begünstigen.

Durch die Bewässerung konnte der Längenzuwachs einen ganzen Monat länger als gewöhnlich (d.h. 64 Tage statt 34—38 Tage) fortgesetzt werden.¹ Es ist zu beachten, dass die Knospen (nach Abkappung der Esche im vorhergehenden Jahr) beim Ausbruch ja auch ein entwickeltes Wurzelsystem über den allernächsten Bedarf hinaus zur Verfügung haben.

Die Abnahme des Längenwachstums (Abb. 11) begann bei einem Wassergehalt von 18—20 Gewichtsprozenten im Boden. Die Proben ergaben nämlich folgende Zahlen für die Gewichtsprozente von der Bodenoberfläche an abwärts in sandhaltigem Humusboden:

0—10 cm	20.41 %	Wasser im Boden			
10—20 »	20.00 »	»	»	»	»
20—30 »	17.75 »	»	»	»	»

Sandhaltiger Humus wird für die Esche zu trocken, sobald der Wassergehalt unter 20 Gewichtsprozente sinkt (im leichteren Torfboden aber schon bei 40 %). Es zeigte sich, dass Wasserzufuhr (30 mm Niederschlag mit der Giesskanne) die Längenzuwachspanode erheblich verlängerte (vgl. Diagr. 2).

Als sich die Stagnation in der Spitze einstellte, bildeten sich dort dicke Niederblätterschuppen für den Winterschutz, aber diese Endknospe trieb am 6. VIII. aufs neue aus bei einem Spross, der einer besonderen Behandlung unterworfen wurde, indem die Spitze 3 Tage lang mit schwarzem Papier und die übrigen Sprosstteile mit grauem Papier umhüllt wurden. Eine neue »Sprosslänge« von der Spitzenknospe aus entwickelte sich also während derselben Vegetationsperiode, und zwar ohne dass durch Narbenbildung ein Absatz bezeichnet worden wäre, wie es zwischen den Sprossen verschiedener Jahre geschieht.

Betreffend den lokalen Einfluss des Niederschlages teilt BURGER (1926, S. 153) auf Grund seiner Beobachtungen an der Versuchsanstalt in Adlisberg (Zürich) mit: »leichte Niederschläge bei gleichbleibender oder steigender Tem-

¹ Bei eintretender Trockenheit oder Ermattung des Längenzuwachses wurde zu zwei verschiedenen Malen bewässert, entsprechend 30 mm Niederschlag. Die bei der Bewässerung an der Spitze wachsenden Internodien (in Abb. 11 mit I und II bezeichnet) wurden länger als die nächstuntengelegenen.

peratur können allerdings direkt anregend auf den Höhenzuwachs einwirken». So stellte sich während des trockenen Sommers 1911 einwandfrei heraus, »dass Niederschläge den sinkenden Höhenzuwachs noch einmal für längere Zeit zu heben vermögen.« »Kleinere bis mittlere Niederschläge« nach grosser Trockenheit »bei fast gleichbleibender Temperatur« bewirkten nach BURGER eine »so starke vorübergehende Senkung des laufenden Höhenzuwachses, dass man zu deren Erklärung auch an Einflüsse der Veränderung der Nährlösungskonzentration im Boden, des osmotischen Druckes und der Temperatur der Pflanzensäfte denken muss.« Der Einfluss der Luftfeuchtigkeit konnte nicht von der Wirkung des trockenen Bodens unterschieden werden. Wenn auch eine für längere Zeit gesenkte relative Luftfeuchtigkeit unter 60 % eine Verminderung des Zuwachses ergab, konnte diese Störung doch auch auf die verminderte Luft- und Bodenfeuchtigkeit oder auf das Zusammenwirken beider Faktoren zurückgeführt werden.

Die Bedeutung der Luftfeuchtigkeit ist gross. Der Zuwachs des Eschenschösslings geht aus Diagr. 2, S. 65 hervor. (Diagr. 3, S. 100—101 gibt die Temperatur, Feuchtigkeit und den Niederschlag nach Daten der Meteorologischen Station in Helsingfors an.)

Da die Bodenfeuchtigkeit von der Konsistenz des Substrates abhängig ist, wurde dieses (Bot. Gart., Helsingfors) einer Untersuchung unterzogen.¹ Der Boden war oberhalb des Felsgrundes 20—30 cm tief. Nach Waschen, Schlämmen und einer Ausfällungszeit von 24 Stunden war die Analyse der humusartigen Bodenproben folgende:

10—20 cm Tiefe. Humus mit 30 Volumprozenten Sand von der Korngrösse 0.2 mm, jedoch einzelne Körner gröber.

20—30 cm Tiefe. Humus mit 40 Volumprozenten Sand von der Korngrösse 0.2 mm (pH-Wert 6.2).

Der Humus bestand aus Pflanzenpartikeln, die mit Regenwasser in verschiedener Menge und Tiefe in Sand eingeschlämmt waren. Nur eine geringe Menge, ca. 7 %, lehmartige Bestandteile waren beigemischt.

Das Gewichtsprozent des Wassers wird natürlich durch die nach unten zunehmenden Mengen Sand beeinflusst, der schwerer ist als die Humusteile.

¹ Im Herbst 1935 wurde die Bodenfeuchtigkeit durch Regen stark vermehrt; der Boden war schneefrei und bis zum 5. Januar 1936 nicht gefroren. Durch den Bodenfrost im Januar und Februar wurde der Boden undurchlässig, so dass die 50 cm hohe Schneedecke beim Auftauen in den ersten Märztagen den Wassergehalt des Bodens weiter erhöhte. Die am 7. März genommenen gefrorenen Bodenproben zeigten beim Auftauen 75 Gewichtsprocente Wasser. Schon am 15. Juni war der Wassergehalt auf nur 23.3 Gewichtsprocente gesunken, wobei die Jahrestriebe der Esche stark gewachsen waren, so dass sie schon am 20. Juni 1936 eine Spitzenlänge von ca. 60—70 cm zeigten mit einer maximalen Zunahme der Sprosslänge von 2—3 cm täglich.

7. Die Transpiration. Die Laubbäume transpirieren nach F. VON HÖHNEL (1879) zehnmal soviel wie die Nadelbäume.

Nach BÜSGEN (1927, S. 295) hat von HÖHNEL später (1884) durch mühevollen Versuche, die während dreier Jahre fortgesetzt wurden, den Wasserverbrauch einer Anzahl jugendlicher Holzpflanzen bestimmt. Die folgenden Zahlen geben in kg den mittleren Wasserverbrauch von 100 g Blattsubstanz der betreffenden Holzarten in den drei Vegetationsperioden an:

Esche	85.614	Ulme	66.170	Fichte	13.501
Birke	81.433	Bergahorn	58.595	Kiefer	9.426
Rotbuche	74.858	Stiel- und Steineiche	54.572	Tanne	7.178
Hainbuche	72.973	Spitzahorn	53.063	Schwarzkiefer	6.734

Im geschlossenen Haselbestand transpirieren nach HESSELMAN (1904, S. 455) die Schattenpflanzen weit weniger als die Sonnenpflanzen auf offener Wiese; die Unterschiede an heiteren Tagen und unter guten Transpirationsbedingungen erreichen bedeutende Werte.

»Wenn die Transpirationszahlen auf dieselbe Blattfläche berechnet werden, zeigt es sich, dass in der Sonne die Pflanzen mit Palisadenzellen am meisten transpirieren, diejenigen aber, welche eine geringere Differenzierung des Blattgewebes zeigen, weit geringer.« (HESSELMAN, 1904, S. 455—456.)

Auch im Winter ist die Wasserversorgung der Pflanze von Wichtigkeit.

KNY (1895) fand, dass einjährige entlaubte Zweige im kalten Zimmer im Winter in allen Teilen einen nicht unbedeutenden Verdunstungsverlust erlitten. Bei *Fraxinus excelsior*, *Syringa vulgaris*, *Acer pseudoplatanus* und *Ulmus glabra* war dieser Verlust verhältnismässig grösser auf den Internodienstücken als an den Knospen. An den Blattnarben waren bei einzelnen Exemplaren Risse in der Längsrichtung zu sehen (*Syringa* und *Fraxinus*). Ohne Verkittung der Blattnarben litt bei *Syringa vulgaris*, *Fraxinus excelsior* und *Aesculus hippocastanum* die darüber sitzende Knospe mehr als bei Verkittung unter Verdunstung. Bei *F. excelsior* und *Aesculus hippocastanum* war jedoch der Unterschied gering. Alle Teile einjähriger entlaubter Sprosse konnten auch im Winter in sehr langsamem Tempo Wasser aufnehmen (in 21—22 Stunden nur ca. 1 % vom Frischgewicht). Wird ihnen mehrere Tage nacheinander Wasser zugeführt, so können sie nicht nur den Verlust ersetzen, sondern auch sogar ihr früheres Gewicht überschreiten.

Die Bedeutung der Wasseraufnahme im Winter für die entlaubten Zweige der genannten Bäume steht nach KNY ausser allem Zweifel. Vgl. KIHLMAN (1890, S. 64, 68).

Meine Versuche mit entlaubten Gipfelsprossen von *Fraxinus excelsior* ergaben die gleichen Resultate. Die unteren Schnittflächen waren verkittet, und der Wasserverlust im kalten Raum war bedeutend. An windigen Standorten und bei stark gefrorenem Boden um die Eschenwurzel im nördlichen Ver-

breitungsgebiet leiden die Spitzen erheblich unter Austrocknung. Sie sterben ab oder verspäten sich im Frühling beim Austreiben, die Seitenzweige der Eschen werden begünstigt, so dass eine kugelförmige Krone entsteht. Es ist notwendig, im folgenden Abschnitt eine Untersuchung des Wasserfaktors auf einigen Eschenstandorten in dem kontinentalen Europa vorzunehmen.

8. Der Wasserfaktor auf einigen Eschenstandorten. In der obigen Darstellung sind die Eschenstandorte hauptsächlich in der Nähe des west- und nordeuropäischen Wasserreservoirs der Nord-Ostsee berücksichtigt worden. Die durch das maritime Klima bedingte Feuchtigkeit an den Küsten kann in bedeutendem Grade das Wachstum der Esche begünstigen. Wie früher hervorgehoben wurde, nimmt der die Winterkälte dämpfende Einfluss des Meeres landeinwärts ab. Auch wo die Unterschiede nicht so gross erscheinen, kann man bei einer so empfindlichen Pflanze wie der Esche Reaktionen in der einen oder anderen Hinsicht feststellen, je nach der grösseren oder geringeren Einwirkung des einen oder anderen Faktors im gegebenen Falle.

Es ist eine auffallende Erscheinung, dass die Esche in den warmen feuchtigkeitsgesättigten nordwestlichen Teilen Europas am weitesten nach Norden geht. Von der nördlichsten Stelle ihres Vorkommens bei Drontheim folgt sie den Fjordküsten landeinwärts, wenn nur die Boden- und Höhenverhältnisse das Wachstum dieser Holzart einigermaßen ermöglichen. An der Küste des Bottnischen Meerbusens geht die Esche sowohl in Schweden wie in Finnland ebenfalls weit nach Norden. Am Nordufer des Finnischen Meerbusens kommt die Esche von Åland über Tvärminne, Ingå, Porkkala, Sibbo (Löparö) bis nach Hogland vor. Die weiter nördlich gelegenen Eschenlokalitäten in Südfinnland sind, soweit ich feststellen konnte, ausgeprägte feuchtigkeitsgesättigte Fluss- oder Binnenseelokalitäten oder damit vergleichbare Standorte, parallel zur oben angedeuteten Küstenzone verlaufend. Die Eschenlokalität bei Raumo schliesst sich an den Bottnischen Meerbusen an, diejenigen bei Tavastehus an die Seen Vanajavesi und Lehijärvi, Tiirismaa (Messilä) an den See Vesijärvi, Hokkala (Salmela) und Saarnenkorpi an den Päijänne, Pähkinämäki (Valkjärvi) an den Punnusjärvi.

Die folgende Darstellung berücksichtigt einige Eschenstandorte im kontinentalen Europa, vom Baltikum bis zum Mittelmeer, und zwar soll die Wasserversorgung auf den Eschenlokalitäten nach Ländern und Flusstälern behandelt werden.

Bei meinen Versuchen mit Eschen habe ich oft durch Umhüllung die relative Feuchtigkeit der Blattsphäre zu steigern versucht. Durch Umhüllung und erhöhte Feuchtigkeit wurden die Lebensbedingungen der Esche verbessert. *In der freien Natur bildet die umgebende Strauch- und Baumvegetation*

einen ähnlichen Schirm zur Bewahrung und Steigerung der Feuchtigkeit. Daher ist die Vegetation der Umgebung bei der Untersuchung der Esche zu berücksichtigen.

Estland. In der Nähe von Reval ist *Fraxinus excelsior* auf die nördliche Klinküste mit ihrer Meeresfeuchtigkeit beschränkt. Im Innern des Landes habe ich an Bächen und in Niederungen Eschen gefunden. Die bei den Gehöften wachsenden Exemplare sind jedoch angepflanzt; infolge der Trockenheit wird die Krone licht und trocken und durch Entästung entfernt. Bei der Eisenbahnstation Lagedi (zwischen Reval und Dorpat) waren die Eschen in 8—10 m Höhe abgekappt, so dass die Krone mit der Wasserversorgung der Wurzeln in Übereinstimmung gebracht werden konnte. Es ist darauf hinzuweisen, dass die Gipfel von *Fraxinus excelsior*, *Populus tremula* und *Betula* an vielen Stellen in Estland infolge Frost oder Austrocknung abgestorben waren, insbesondere wenn sie die übrigen Bäume überragten. Die Austrocknung der Eschengipfel während des Winters hatte hier ähnliche Schäden zur Folge wie in der kältesten Aussen-schärenzone auf Åland (Brändö, Südsottunga).

Lettland. In Lettland kommt die Esche z.B. zwischen den Eisenbahnstationen Eglaine und Ilūkste auf flachen Gelände vor, und zwar in feuchten Gehölzen zusammen mit *Betula*, *Quercus*, *Alnus*, *Populus* und *Picea*. Die Esche überragt hier die anderen Bäume nicht, sondern findet unter ihnen Schutz. Hier lag dieselbe Kältegefahr vor wie in dem ebenen Gelände, wo die Esche in den von der Kultur noch unberührten Waldungen zahlreich vorkam. Sie hatte die schöne Wuchsform der Waldesche, und wo einzelne Exemplare über das Kronendach

Tabelle 16. Die Alluvialvegetation bei Babtai (Litauen) am 16. VI. 1933.

Pflanzenart	Deckungsgrad	Chromosomenzahl, n-Zahl	Diploid	Polyploid	Pflanzenart	Deckungsgrad	Chromosomenzahl, n-Zahl	Diploid	Polyploid
<i>Briza media</i>	3	7	d		<i>Anthyllis vulneraria</i> ..	6	6	d	
<i>Avena pubescens</i>	2	8, 14			<i>Heracleum sphond.</i> . .	2	—		
<i>Poa pratensis</i>	4	14, 28, 35 ¹	p		<i>Plantago media</i> . . .	3	—		
<i>Phleum Boehmeri</i> . .	2	+ 7			<i>Polygala vulgare</i> . . .	2	—		
<i>Thalictrum simplex</i> . .	3	28	p		» <i>comosum</i> . .	2	—		
<i>Cardamine pratensis</i> .	3	16, 32	p		<i>Salvia pratensis</i> . . .	3	16		
<i>Cerastium caespitosum</i>	3	—			<i>Rhinanthus major</i> . .	3	7	d	
<i>Silene inflata</i>	3	12	d		<i>Campanula glomerata</i>	2	17		p
<i>Trifolium pratense</i> . .	5	7	d		<i>Tragopogon orient.</i> . .	2	—		
» <i>arvense</i> . .	2	7	d						
<i>Filipendula hexapet.</i>	5	—							
					Insgesamt d : p = 6 : 4				

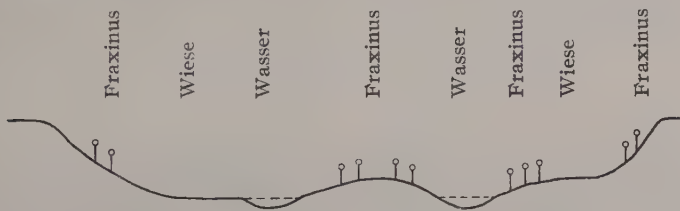
¹ Auch zahlreiche aneuploide Rassen bis zu $\frac{85}{2}$, offenbar zu starker Bastardierung neigend (TISCHLER, 1935, S. 20).

hinausgewachsen waren, waren sie infolge der Wirkung des Windes oben vertrocknet, wie für Estland gezeigt wurde.

Litauen. Nördlich der Eisenbahnstation Mekeai, wo der Boden feuchter wird, kommen zahlreiche Haine in der Nähe von Ansiedlungsflächen vor. Aus dem Gebüsch ragen unter *Alnus incana* und *Betula* 10 m hohe Eschen empor.

In der Nähe von Babtai habe ich auf Alluvialufern das Verhalten der Esche zum Wasserkfaktor untersucht. An steilen Ufern mit stark steigendem und fallendem Wasser in den verschiedenen Jahreszeiten ist die Esche selten anzutreffen. Blossgespülte Eschenwurzeln am Hochwasserrand zeugen oft von der Unmöglichkeit an solchen Stellen Fuss zu fassen. In den Flusstälern bei Babtai kam die Esche äusserst selten vor, weil die Uferhänge zu steil waren.

Weiter flussaufwärts dagegen, wo sich der Fluss in mehrere Arme mit niedrigen Schlammhängen und Überschwemmungsflächen teilte (vgl. Profil 1) und wo die Hoch- und Niederwasseramplitude weniger gross war, wuchsen Eschen neben *Salix* und *Alnus*, während sie an den Stellen, wo sich der Fluss verschmälerte, nicht in demselben Grade wie *Alnus* das Überschwemmungswasser vertrugen konnten.



Profil 1. Schematisiertes Quer-Profil an der erweiterten Flussstelle, Babtai, Fluss-Breite ca. 80 m. Erklärung im Text.

Polen. Im Überschwemmungsgebiet der Karpatenflüsse, wo das Flussbett nicht durch Dämme eingengt ist, bilden sich Ablagerungen verschiedener mineralischer Bestandteile. Auf diesen entwickeln sich charakteristische Baumbestände, die im ganzen Karpatengebiet eine gleichartige Zusammensetzung aufweisen. Gruppen von Eschen wechseln mit kleineren Beständen von *Alnus glutinosa* und *Alnus incana* ab (PAX, 1908, S. 120).

Auch an der dem Flusse zugekehrten Seite der Dämme fanden sich Exemplare von *Fraxinus excelsior* in einer bestimmten Höhe, bis zu welcher das Kapillarwasser zu steigen und die Wurzeln mit Flusswasser zu versehen vermag. Am Mittellauf der Weichsel vor Warschau haben sich kleine Gruppen von Eschen gebildet. Die Messungen und Analysen zeigten folgende Bodenbeschaffenheit und pH-Werte am 21. VI. 1933 (Tab. 17).

Bei Bielowiezka kamen an feuchten Stellen zerstreute Eschen zusammen mit *Quercus*, *Populus*, *Betula*, *Sorbus aucuparia*, *Pinus* und *Picea* sowie Gebüsch von *Corylus avellana*, *Viburnum opulus* und *Salix* vor. Eine bodenschützende Kräuterdecke mit folgenden Arten war anzutreffen (am 19. VI. 1933):

<i>Pteris aquilina</i>	<i>Lupinus polyphyllus</i>	<i>Plantago media</i>
<i>Poa pratensis</i>	<i>Geranium</i> sp.	<i>Stachys silvatica</i>
<i>Ranunculus</i> sp.	<i>Fragaria vesca</i>	<i>Galium verum</i>
<i>Urtica dioica</i>	<i>Filipendula hexapetala</i>	<i>Artemisia</i> sp.
<i>Lychnis viscaria</i>	» <i>ulmaria</i>	

Tabelle 17. Bodenbeschaffenheit und pH-Wert am Weichselufer südlich von Warschau.

Eschenstandort	Bodenart	Tiefe in cm	pH-Wert
Esche auf Uferhang am Hochwasserrand, die Wurzeln teilweise hangabwärts gegen das Wasser gerichtet, wenn auch meist seitlich, Jahresringe 3 mm.	Humus und Sand, der	0—10	6.8
	Korngrösse	10—20	6.8
	0,1 mm	20—30	6.4
Eschen am Flussufer am Hochwasserrand, Dicke der Jahresringe ca. 3 mm.	Humus	0—10	6.8
	50 %, Sand	10—20	6.8
	50 %, der	20—30	6.8
	Korngrösse	30—40	6.8
	0,1 mm.		

Tschechoslowakei. Südlich der Eisenbahnstation Vranovice zwischen Brno und Břeclav hatte die Esche einen geeigneten Standort in einem kleinen engen Tal gefunden. Die Wasserversorgung war durch das Wasser eines Baches gesichert. Die ca. 8 m hohen Eschen standen dicht, in Abständen von ca. 2 m, so dass die Stammform gerade und schlank und gegenseitiger Schutz zur Bewahrung der Luftfeuchtigkeit vorhanden war. Dem austrocknenden Einfluss des Windes wirkte die Lage in dem Tal und die Schirmung durch Eichen und Weisspappeln günstig entgegen.

Ungünstiger war der Wasserfaktor an der Eschenlokalität beim Dorf Charvátska, ca. 3 km westlich der Stadt Břeclav. An einem gewundenen Flusslauf zog sich ein Eschenbestand auf Tonboden hin. Der Boden war am 23. VI. 1933 so hart, dass der Erdbohrer mit dem Hammer nur 60 cm tief eingetrieben werden konnte.

Tabelle 18. Der pH-Wert des Eschenstandortes bei Charvátska.

Bodenart	Tiefe in cm	pH-Wert
Tonboden	0—10	6.1
	10—20	6.2
	—	—
•	40—50	6.3
•	50—60	6.3

Der Eschenstandort war früher in besserem Zustand, aber zwecks Heugewinnung ist der Bestand gelichtet worden. Die Untervegetation bestand aus Grasarten (und Eichen als Oberholz), die den Wind nicht abhielten. Sowohl die Boden- wie die Luftfeuchtigkeit veränderten sich infolgedessen in ungünstiger Richtung. Die Jahresringe waren 3—5 mm stark. Der Durchmesser lag zwischen 20—40 cm. Die Stämme waren infolge der freien Stellung ästig und hatten infolge des harten Tonbodens eine schlechte Wuchsform erhalten.

Auch längs der March habe ich die Wachstumsbedingungen der Esche verfolgt. Im nördlichen Mähren bestehen die Auewälder vorzugsweise aus *Alnus glutinosa*, *Fraxinus excelsior*, *Quercus robur*, *Ulmus glabra* und *Salix fragilis*.

In den Westkarpaten, wo die Schneeschmelze im Frühling oft Überschwemmungen verursacht, gibt es Wiesen mit Eschen, ebenso auch in Eger, Thaya und Schwarzawa ausgedehnte Auewälder.

Ungarn. In der ungarischen Tiefebene, vorwiegend auf Böden mit Humus in den Ablagerungen, wachsen *Populus nigra*, *P. tremula*, *Ulmus glabra* und *U. laevis*, während die Schlingpflanze *Humulus lupulus* ihren feuchtigkeitsbewahrenden Vegetationsschirm um *Fraxinus excelsior* hüllt.

Nebenbei sei hier bemerkt, dass im nördlichen Teil des Verbreitungsgebietes der Esche *Humulus lupulus* z. B. in Valkjärvi auf der Karelischen Landenge sowie auf Seglinge, Åland, in der gleichen Weise auftritt wie in den obigen Gebieten. Auf Seglinge waren die Eschen an der sonnigen Südseite durch *Humulus lupulus* ganz verdeckt. Die verhüllende Schicht wirkt nach aussen als Windschutz, nach innen feuchtigkeitsbewahrend für die Blattsphäre. In Mitteleuropa treten auch andere Schlingpflanzen wie *Hedera helix* in dieser Eigenschaft auf.

Italien. In Italien kommen in gleicher Weise Eschen an den feuchten Hängen der Flussläufe vor. Vergebens habe ich jedoch *Fraxinus excelsior* in den oberen Tälern südwestlich der italienisch-deutschen Grenzstation Treviso gesucht, während sie an der deutschen Seite der Grenze an mehreren Stellen in den Tälern wuchs. Auf diesen Uferhängen in Italien, wo die Hoch- und Niederwasseramplitude grösser ist, kommt die Esche nicht vor, wohl aber ist sie im Po-Gebiet wieder anzutreffen.

Spanien. Auf der Pyrenäischen Halbinsel ist nach WILLKOMM (1896, S. 125, 168, 195) *Fraxinus excelsior* in Baum- und Strauchformationen an Fluss- und Bachufern anzutreffen. Die Formationen haben sowohl in den unteren wie den höheren Höhenlagen ein mitteleuropäisches Aussehen. Die Ufer sind mit *Alnus glutinosa*, *Populus tremula*, *Fraxinus excelsior* und *Tilia ulmifolia* sowie *Salix alba*, *S. fragilis*, *S. caprea* und *S. purpurea* bewachsen. Bäume und Sträucher sind sehr oft von *Hedera helix* durch- und umrankt.

9. Übersicht (der Wasserfaktor). Der obige Überblick über das Vorkommen der Esche in Mittel- und Südeuropa zeigt als Eschenstandorte ausschliesslich Fluss- und Seeufer, Hänge und Talsenken. Die Bodenfeuchtigkeit an diesen Stellen ist dem Baume zuträglich. Gleichzeitig ist hier die Luftfeuchtigkeit grösser und die Nebelbildung gibt nach der Transpiration am Tage grössere Abkühlung. Die Wasserreserve des Baumes kann während der Nacht wieder ersetzt werden. Die Täler bringen den Gipfel des Baumes in eine weniger windausgesetzte Lage, während die anderen Holzarten und Schlingpflanzen ein feuchteres Milieu bewahren, in dem die Esche jedoch

durch ihre Raschwüchsigkeit die nötige Lichtmenge sich erkämpft. Die kleinen Jahresringe in den zentralen Stamnteilen zeigen das Vermögen des Baumes, alles Material in den Dienst des Höhenzuwachses zu stellen.

Die untersuchten Eschenstandorte in Europa zeigen genügend hohe Boden- und Luftfeuchtigkeit. Nur an solchen Wasserläufen hat Fraxinus excelsior den europäischen Kontinent überqueren können. Die Abhänge an Gebirgen, Flüssen, Seen und Meeren bieten daher die geeignetsten Standorte, soweit die anderen Bedingungen erfüllt sind.

Die Versuche zur Feststellung des Einflusses der Boden- und Luftfeuchtigkeit wurden im Sommer 1936 im Botanischen Garten in Helsingfors auf ebenem Felsgrund fortgesetzt, wo der Wassergehalt kontrolliert werden konnte. Daneben wurden vergleichende Messungen an verschiedenen Eschenstandorten ausgeführt. Ergebnisse:

1) Die Bodenfeuchtigkeit der sandhaltigen Humuserde war bei 25—30 Gewichtsprozenten Wasser für *Fraxinus excelsior* optimal und entsprach einem funikulären Wasser-Luftzustand.¹

2) Die Bodenfeuchtigkeit ist (beim Transport von Nährstoffen in ununterbrochenem Strom) bestimmend für die Länge des Sprosszuwachses (weil eine maximale Anspannung, wobei der Turgordruck den Spross während des Längenzuwachses stützt, erreicht werden muss). Da die Vergrößerung der transpirierenden Blattfläche in gewöhnlichen Fällen auf einem ebenen Eschenstandort nicht kompensiert wird, erfahren Stamm- und Blatteile bei stärkerem Sonnenschein und Wind eine gewisse Austrocknung, welche den Einfluss der Umhüllung z. T. wieder aufhebt. Dadurch kann eine genügende Luftfeuchtigkeit unter dem Schirm erreicht werden (bis zu 70—80 % relative Luftfeuchtigkeit).

Bei allzu reichlicher Wasserzufuhr werden die Atmung der Wurzeln und die übrigen fundamentalen Funktionen gestört, so dass sich ebenso wie bei mangelnder Wasserzufuhr eine Abnahme im Wachstum einstellt.

¹ Bei Svartsmara scheinen auf Torfboden 70—75 Gewichtsprocente Wasser die geeignetste Bodenfeuchtigkeit zu sein. Nebenbei sei hier bemerkt, dass Tab. 3a für gewisse Eschen unter Erlenschirm 1932 einen sehr grossen, teilweise sogar den grössten Längenzuwachs an der betr. Stelle angibt. Dieser muss, da die Esche viel Wasser benötigt, dem ungewöhnlich reichlichen Niederschlag im Mai und Juni dieses Jahres zugeschrieben werden, also während einer Zeit, wo der Längenzuwachs auf Åland den Wasservorrat im Boden verbraucht. Nach meteorologischen Angaben von der Beobachtungsstelle Mariehamn betrug das Niederschlagsmittel für die Jahre 1927—1936 im Mai 47.2, im Juni 34.4 mm. 1932 erreichte indessen der Niederschlag die hohen Werte 82 mm im Mai und 71 mm im Juni, d.h. fast das Doppelte des Mittels. Für die Jahre 1935—1936 war dagegen der Niederschlag 24 bzw. 41 mm im Mai und 34 bzw. 29 mm im Juni, d.h. weniger als im Mittel.

3) Die 2 m hohen Eschensprosse, die bereits S. 102 behandelt und abgebildet sind (Abb. 11), benötigen 2 Tage nach der Bewässerung mit der Giesskanne (Wasser = 30 mm Niederschlag), um einen vermehrten, in mm messbaren Längenzuwachs an der Stammspitze zu veranlassen. Bei jungen kurzen Eschenschösslingen auf trockener Wuchsstelle habe ich jedoch früher eine Streckung eines Internodiums bei abnehmendem Längenzuwachs in der Sprossspitze nach reichlichen Regenfällen beobachtet (S. 69).

4) Die in der Internodienlänge eintretende Zunahme, die im Frühjahr nach der Anlage der grossen Gefässe des Frühjahrsholzes und nach der Mobilisierung der Nahrungszufuhr vorsichgeht, ist in hohem Grade abhängig von der zunehmenden Wasserspannung. Der Längenzuwachs wechselte nämlich zwischen ca. 1—3.5 cm täglich. Die an der Sprossspitze der Esche deutlich abnehmende Internodienlänge erfolgt zu einem Zeitpunkt, wo der abnehmenden Wasser- und Nahrungsvorrat im Boden einen höheren Grad von Austrocknung bei hoher Temperatur und niedriger Luftfeuchtigkeit im Gefolge hat, so dass die Wasserreserve des Baumes unter das zur Spannung nötige Minimum sinkt.¹

5) Bei zweimal in Vertrocknungsstadien zugeführtem Wasser (30 mm) wurde der jährliche Zuwachsrhythmus so sehr gestört, dass jedesmal in der Reihe abnehmender, kürzerer Internodien an der Sprossspitze ein längeres auftrat, wie aus der Abbildung ersichtlich ist (Abb. 11, I und II).

Auf geneigten Standorten mit zufließendem Wasser scheinen keine solchen zufälligen Abweichungen im Jahresrhythmus vorzukommen.

¹ Einige Zahlen von verschiedenen Standorten bestätigen das Gesagte. Der Wassergehalt war 1936 bei wechselndem Substrat und spezifischem Gewicht folgender, ungefähr die Hälfte des für die Sättigung erforderlichen:

1) Önningeby (4. VII.) 0—20 cm, humushaltiger Sand	20 %
2) Ramsholm, Äl. Keimlinge dicht im Grase am östlichen Ufer, 0—10 cm, Sand	21.21 %
3) Ramsholm, Stelle des äussersten Keimlings oberhalb des Wasserrandes am östlichen Ufer, 0—10, sandartig	13.04 %
4) Ramsholm, Eschenschössling unter Erlenschirm, nahe am Ufer, 0—20 cm, Sand und Humus	15 %
[5) Svartsmara, 0—60 cm Torf; der Zuwachs hatte schon aufgehört	40.0 %]
6) Esche im Botanischen Garten der Universität Helsingfors, vor der Bewässerung, 0—10 cm Sand und Humus	23.3 %
7) Esche im Botanischen Garten der Universität Helsingfors nach der Bewässerung und bei erhöhtem Internodienlängenzuwachs	30.0 %
8) Valkjärvi (a), 0—25 cm, sandartig	21.42 %
9) Valkjärvi (a), 50—70 cm sandartige Moräne	28.57 %
10) Messilä, 0—20 cm, Humus und Lehm	28.57 %

B. Der Kohlensäurefaktor.

Da die Esche zur Assimilation auf den CO_2 -Vorrat angewiesen ist, wirken alle Faktoren, welche die Erzeugung von Kohlendioxyd zu beschleunigen vermögen, mittelbar auch fördernd auf den Zuwachs ein.

Mikroorganismen. Die Steigerung der CO_2 -Produktion hängt eng mit den Lebensvorgängen gewisser Organismen zusammen. Neben den höheren Tieren verdient auch die niedere Bodenfauna und -Flora wegen der ungeheuren Individuenzahl dieser Organismen Beachtung. Mit steigender Anzahl der Bakterien steigt auch die Atmungsintensität im Boden und infolgedessen auch die Hervorbringung von CO_2 unter der Voraussetzung, dass die aeroben Bakterien vorherrschen. Mit zunehmender Anzahl Protozoen sinkt die Bakterienzahl (RUSSELL, 1936, S. 286).

Die Durchlüftung des Bodens übt einen günstigen Einfluss aus, da auf diese Weise neue Mengen Sauerstoff den Bakterien zugeführt werden und dadurch deren Atmungsintensität zunimmt. Der physikalische Bodenzustand ist für die Durchlüftung von Bedeutung. Wo Kalk im Boden die Azidität neutralisiert, ist ein reiches Bakterienleben zu erwarten. Mit der Neutralisierung saurer Böden beginnt auch eine starke Nitrifikation, sei es nun, dass die dazu erforderlichen Bakterien an Ort und Stelle vorhanden sind oder erst mit dem Staub dorthin geführt werden (OLSEN, 1928). *Da Bodenatmung und Kohlensäuregehalt in feuchter Luft und bei höherer Luftwärme grösser sind als sonst, hat Fraxinus excelsior auf den oben beschriebenen feuchten und geschützten Standorten (S. 90—98, 106—109) eine begünstigte Stellung.*

Mit der Höhe der Baumkrone nimmt der Kohlensäuregehalt ab, teils wegen der Diffusion in der freien Atmosphäre, teils wegen der Assimilation der Waldbäume. Die Steigerung der Assimilation durch Licht und Wärme bewirkt eine Verminderung des CO_2 -Gehaltes der Luft. *Bei der Verjüngung wachsen die Eschenschösslinge an der Bodenoberfläche in kohlensäurehaltigerer Umwelt bei relativ geringerer Lichtmenge. Dadurch erklärt sich teilweise, warum Fraxinus excelsior im Jugendstadium dauernde Überschirmung lange verträgt.*

C. Die physikalische und chemische Beschaffenheit des Bodens.

Im Hinblick auf das Fortkommen der Esche kann man verschiedene Bodentypen mit verschiedenartiger Produktion unterscheiden. Es ist jedoch zu beachten, dass die bis in 2 m Tiefe dringenden Wurzeln der Esche sich tief in den Boden bis zu Schichten mit anderer Beschaffenheit als näher an der Oberfläche erstrecken, so dass man aus der Untervegetation die Wuchsbedingungen der Esche nicht folgern kann. Die Laubhölzer haben ziemlich verschiedenartige Ansprüche an die einzelnen Produktionsfaktoren. Um die höchstdenkbare Qualitäts- und Massenproduktion zu erhalten, müssen alle diese in genügendem Umfang auf der Wuchsstelle vertreten sein. Eine gründliche Kenntnis der Ansprüche der Esche ist daher ebenso wichtig wie die Feststellung, was ein gegebener Standort in bezug auf die Produktionsmöglichkeit bietet. Daher sei im folgenden der Zuwachs der Esche auf verschiedenen Böden untersucht.

MINERALBÖDEN.

1. Sandboden. *Friedhof auf Hogland*. Schon oben wurde erwähnt, dass die Esche bei Fortunen (Klampenborg, Seeland) auf trockenem Boden im Aussterben begriffen ist. Die kieshaltigen Sandböden sind wegen der Korngrösse nicht imstande, Wasser kapillar zu heben. Infolgedessen ist bisweilen auf den Hängen, auf denen die Esche wächst, in der Vegetation eine scharfe Grenze zu erkennen.

Wenn die Wurzeln in grössere Tiefe hinabreichen, wo der Sand kapillares Wasser enthält, kann *Fraxinus excelsior* selbst auf sehr sandigen Böden fortkommen. Der Friedhof auf Hogland ist ein gutes Beispiel dafür. Er ist ein mit *Elymus arenarius* bewachsenes Flugsandfeld. Auf drei Gräbern angepflanzte 2—3 m hohe Eschen haben sich gehalten. Das Bodenniveau dürfte nicht höher als 4 m über dem in der Nähe gelegenen Meeresspiegel sein, so dass sowohl Kapillar- wie Grundwasser leichter akkumuliert wird.

Eine Esche war 3 m hoch, sie hatte aber eine kugelförmige Krone mit Zwieselbildung. Der Längenzuwachs betrug in der Krone ca. 4 cm, an den Seitensprossen 1.5 cm jährlich. Holzgewinnung war somit ausgeschlossen. Eine Humusschicht hatte sich nicht bilden können, da die aus Blättern und Kiefernzapfen bestehende Streu von Winde weggeweht wurde. Dieses reine Sandgebiet mit einzelnen Eschenexemplaren erweist die Fähigkeit der Esche, bei *Anpflanzung* fortzukommen, da sie dann in eine Tiefe mit grösserer Feuchtigkeit gesetzt wird.

Bei dem Dorf *Suurkylä* an der nordöstlichen Seite von Hogland ist der sandige östliche Uferhang von Nadelwald eingerahmt. Die bei den Gehöften angepflanzten Eschen wachsen auf Sand von wechselnder Korngrösse mit eingelagerten Felsblöcken, wo der Erdbohrer nur 20—30 cm tief eindringen konnte. Der Sandboden war durchlässig und trocken. Nur im Frühling nach der Schneeschmelze kam Sickerwasser von den Felshängen und gab eine reichere Wassermenge. Die Streu, die Humus hätte bilden können, war nach der Zersetzung in tiefere Schichten geführt und mit Sand vermischt worden. Die pH-Werte lagen bei 6.3—6.4; Kalk konnte nicht nachgewiesen werden. Infolge des mit Steinen durchsetzten Untergrundes konnten die Wurzeln von *Fraxinus excelsior* die poröse Unterlage an der Oberfläche nur flach durchwachsen und in die Spalten des Felsgrundes eindringen. Die Kugelform der Krone war bei den jungen 10-jährigen Exemplaren vorherrschend, weil die Seitensprosse fast ebenso lang wie die Hauptsprosse waren. Die älteren Eschen hatten reichen Fruchtansatz. Die Jahresringe waren bei den 10—15 Jahre alten Exemplaren 2—3 mm, bei den älteren im Wachstum stagnierenden Bäumen nur undeutlich entwickelt und gingen mit kaum 1 mm in einander über.

Bei *Kiiskinkylä* an der südöstlichen Seite von Hogland findet sich eine Reihe von Felsen, die eine dreieckige, gegen Osten geneigte Grasfläche mit ca. 700 m langen Seiten begrenzt. An Steinmauern, an Gräben und im Schutze von Büschen stehen einzelne jüngere und ältere Eschen. Dort, wo der Boden trocken war, war der Sand nur in geringem Grade mit schwarzen Humuspartikeln gemischt. Die Wuchsform der Esche war kugel- oder ovalförmig geworden. Die Jahrestriebe waren an den Seiten 2—3 cm und die Jahresringe 1 mm. Die Fruchtbildung war an den Sprossen des vorhergehenden Jahres stark. Zehn Probezählungen gaben durchschnittlich 57 Früchte aus jeder Knospe. Nur wenige vertrocknete Fruchtknoten waren zu sehen. Die im Schutze von Gehöften

wachsenden Eschen waren teils durch Naturverjüngung entstanden, teils angepflanzt, bis zu 18 m hoch mit einem Durchmesser bis zu 50 cm. Die Stammform war jedoch krumm und ästig, so dass kaum 4 m lange Stämme, sondern in der Hauptsache nur Kleinholz gewonnen werden konnte. Nach der Überwallung an der Wurzel und den Gabelungen nahe am Boden zu urteilen waren die betreffenden Eschen aus Schösslingen einer gemeinsamen Stubbe entstanden. Diese war bei einigen Eschen noch sichtbar. Frostschäden kamen unterhalb des Felsens nicht vor, aber weiter draussen auf dem Felde waren Blätter und Gipfel verdorben.

Die Untervegetation auf den Eschenlokalitäten von Hogland bestand aus Gräsern; Eschenkeimlinge waren nicht zu sehen. Die Eschen sind Reste einer Laubwiese, die durch Besiedlung und Kultivierung zerstört worden ist. *Da die pH-Zahlen für die Oberflächenschicht zwischen 0—30 cm nur 4.4—4.6 waren, kann eine Verjüngung durch Samen nicht zustande kommen, vielmehr scheinen die heute vorhandenen Individuen hauptsächlich nur dank ihrer tiefgehenden Wurzeln leben und unbedeutende Jahresringe (2 mm) während einer kurzen Frühjahrsperiode mit höheren pH-Zahlen ansetzen zu können.*

2. Flachgründiger Boden. Eschenindividuen in einer typischen Felsenlandschaft (Grägersö bei Mariehamn, Åland).

Die Lokalität war felsiger Strand mit spärlichem, stellenweise nur 20 cm mächtigem Boden von ausgewaschener kalkhaltiger Moräne auf Felsen. Die Eschen waren längs des Strandes zerstreut mit Exposition nach Westen. Eine grosse Esche bei einem einzelnstehenden Gehöft bestand aus vier Hauptteilen. Die beiden dickeren hatten einen Durchmesser von 37 cm. Alle waren aus Stockausschlag entstanden als Schösslinge, die sich beim Absterben des Hauptstammes 75 cm seitwärts ausgebreitet hatten. Die Wurzeln waren nach innen zu verfault und am Erdboden rinnenförmig. Die jüngeren Eschen hatten einen Stammdurchmesser von 20—28 cm. Wo geweidet worden war, waren die aus Samen hervorgegangenen Pflanzen vernichtet. Die Fruchtbildung war ungewöhnlich reichlich.

Auch hier auf dem flachgründigen Boden hatten die Eschen in zerstreuter Stellung Kugelform. Sie hatten allerdings grobe Äste, die den Wert des Holzes herabsetzten, wenn auch die Massenproduktion im übrigen zufriedenstellend war. Der Zuwachs bei jungen Eschen zeigte 2 mm dicke Jahresringe, bei älteren Bäumen waren sie aus Mangel an Nahrung in dem flachen Boden noch schwächer. *Die ganze Wuchsform erinnerte an diejenige auf den sandigen Böden von Hogland: kurze kugelförmige Bäume mit groben Seitenzweigen und früh abschliessendem Gipfelzuwachs. In ihrer abgeplatteten Kugelform treten die einzelnen Eschenindividuen in der typischen Felsenlandschaft an vielen Küsten auf. In den äusseren Schären von Åland ist diese Wuchsform gewöhnlich.*

Tabelle 19. Die Vegetation auf Grägersö (Mariehamn, Åland).

Pflanzenart	Deckungsgrad	Chromosomen- zahl, n-Zahl	Diploid Polyploid	Pflanzenart	Deckungsgrad	Chromosomen- zahl, n-Zahl	Diploid Polyploid
Picea abies im Rand- gebiet sowie				Ranunculus acris ..	1	7, 14 ¹	
Juniperus comm.; aus- serdem:				Alchemilla pubescens	2	—	
Betula pubescens ..		28	p	Geum rivale	1	21	p
Alnus glutinosa		14	d	Rubus idaeus	1	7	d
Sorbus aucuparia ..		17	d	R. saxatilis	2	—	
Rhamnus frangula ..		—		Fragaria vesca	3	7	d
Viburnum opulus ..		9	d	Potentilla erecta....	2	—	
Equisetum pratense..	5	—		Filipendula hexapet.	2	—	
Carex sp.....	—	—		F. ulmaria	2	—	
Luzula pilosa	1	—		Rosa villosa	1	—	
L. campestris	1	9	d	Trifolium pratense ..	2	7	d
Sesleria caerulea	3	—		T. repens	2	16	p
Anthoxanthum odor.	1	10	p	Vicia cracca	2	6, 7, 14	
Briza media.....	1	7	d	Geranium silvaticum	3	—	
Dactylis glomerata ..	2	14	p	Linum catharticum..	2	8	d
Avena pubescens ..	1	8, 14		Hypericum maculat.	3	8	d
Poa pratensis	1	14, 28, 35	p	Viola canina	2	20	p
P. trivialis	1	7	d	Angelica silvestris ..	2	11	d
Agrostis canina	1	—		Pimpinella saxifraga	2	9, 18	
Sieglingia decumb. ..	1	—		Chaerophylium silvestre	1	8	d
Melica nutans	2	9	d	Sanicula europaea ..	2	8	d
Festuca ovina	1	7, 14, 21, 28, 35 etc.		Primula veris	3	11	d
F. arundinacea.....	1	14, 21, 35	p	Plantago lanceolata..	3	6	d
Calamagrostis negl. .	3	ca. 35	p	Polygala vulgare....	2	—	
Paris quadrifolia	2	10?	p	Prunella vulgaris	2	16	p
Listera ovata	2	17, 18, $\frac{35}{2}$		Melampyrum pratense	5	9	d
Platanthera chlor. ..	1	21		Veronica officinalis ..	1	16 (18)	p
P. bifolia	2	21		Galium boreale	1	22, 33	p
Polygonum vivip. ..	1	—		G. verum	5 (11), 22, 33		p
Cerastium caespitosum	1	ca. 55	p	G. palustre	5 12, ca. 33, 48		
Stellaria graminea ..	1	13—14	d	Campanula rotundif.	2	34	p
Anemone hepatica ..	2	7	d	Chrysanthemum leuc.	2	18	p
A. nemorosa.....	4	16	p	Centaurea jacea	1	—	
				Antennaria dioeca ..	1	13	d
				Hieracium macrolep.	1	—	
				Achillea millefolium .	2	> 24	p
Insgesamt d : p = 21 : 19							

¹ Ebenso kommen Zwischenrassen vor (TISCHLER, 1935, S. 6).

3. Kalkhaltiger Boden. Die geologische Beschaffenheit des Bodens ist für die weitere Entwicklung der Eschenvegetation nach ihrem ersten Aufkommen von grosser Bedeutung. An vielen Stellen auf Åland scheint die Esche auf recht sandigem Boden zu gedeihen, während in Wirklichkeit die Wurzeln älterer Eschen bereits in neue darunter liegende Schichten, welche die Landhebung über den Meeresspiegel gehoben hat, eingedrungen sind.

Ein umfassendes Verzeichnis der Standorte der Esche auf Åland ist nach mehrjähriger Forschungsarbeit von PALMGREN (1915—1917, S. 412 sowie im Manuskript) aufgestellt worden. Da die Pflanzenassoziation einen Exponenten für die am Standort zusammenwirkenden Faktoren bildet, habe ich beim Aufsuchen von Eschenlokalitäten im übrigen gute Hilfe in PALMGRENS Kartenmaterial für Arten mit ähnlichen edaphischen Forderungen wie die Esche gehabt.

Die auf Åland vorkommenden guten Böden haben eine gleichmässige Ausbreitung der Esche ermöglicht.

Die östliche Grenze der silurischen Moräne Ålands ist von W. BRENNER (1931 b) längs der Linie Kirchkorf Gustafs—Iniö—Kolko—Korpo—Ovensar—Vattkast gezogen worden. Da es BRENNER bei seiner Arbeitsmethode darauf ankam, mit Hilfe von Salzsäure festzustellen, ob Kalk im Boden vorhanden war, können östlich der genannten Grenze ohne Zweifel so minimale Mengen von Kalk vorkommen, dass sie sich mit Salzsäurebehandlung nicht ermitteln lassen, während sie physiologisch für die Pflanzen mehr als ausreichend sind. Ausserdem kann ja aus der unmittelbaren Untersuchung nicht zugänglichen Tiefe Sickerwasser mit Kalk hervortreten. HESSELMAN (1904, S. 340) führt nach HILGARD an, dass Sandboden schon bei 0.15 % Kalkwuchs, leichter Lehm Boden etwa bei 0.24 % und überhaupt jeder Boden, dessen Kalkgehalt über 0.75 % geht, Kalkwuchs zeigt, und dass, wenn der Gehalt auf 2.0 % steigt, das Maximum der speziellen Wirkung erreicht zu sein scheint. Ein Gehalt von 2 % bewirkt Aufbrausen beim Zusatz von Säuren.

Die von W. BRENNER mittels der Salzsäuremethode festgestellte Grenze zeigt zunächst, wo die 2 % Kalk enthaltenden Böden von Åland nach Osten zu abnehmen. Da Sandboden mit 0.15 % Kalkgehalt Kalkvegetation aufweist, so bezeichnet die oben genannte 2 %-Grenze mit Rücksicht auf diese Böden eine $2:0.15 = 13.33$ -fache Kalkdosis, für Lehm Böden eine $2:0.24 = 8.33$ -fache Dosis.

Wo die von den Pflanzen spürbare E-Grenze der Kalkwirkung verläuft, ist daher eine Frage, die vorläufig noch offen ist. Die für 2 % Kalkgehalt gezogene Grenze liegt bedeutend über dem optimalen Bedarf der Vegetation, indem diese Zahl, wie aus dem obigen Zitat hervorgeht, die optimalen Ansprüche der Vegetation an jede Bodenart übersteigt. Werden die kalkführenden Schichten von anderen Bodenarten überlagert, so lässt sich das Vorhandensein durch direkte Untersuchungen mit dem Bohrer nur schwer nachweisen. Flachwurzelnnde Pflanzen sagen auch recht wenig über den Kalkcharakter eines Standortes aus. Anders wird der Sachverhalt, wenn die Baumwurzeln eine grössere Tiefe erreichen. Allerdings vermögen die Sickerwasser an besonders geeigneten Stellen mit repletärem Wasser-Luftzustand im Boden durch Pflanzen mit flachen, nahe an der Oberfläche verlaufenden Pflanzenteilen Kalkvorkommnisse indirekt anzuzeigen, aber

bei den Böden, die nicht instande sind, Niederschlagsmengen aufzubewahren oder Sickerwasser bis zur Bodenfläche zu heben, wie es auch bei funikulärem Wasser-Luftzustand im Boden der Fall ist, lassen uns die an Wurzeln der Kräuter gewonnenen Untersuchungsmethoden im Stich. Diese Tatsache darf nicht übersehen werden. Wir sehen nämlich bei der Bodenuntersuchung nur die *eine Seite* eines grösseren oder kleineren Bodenkörpers, dessen Oberseite ganz ausgelaugt sein kann. Meine Untersuchungen auf Åland an weit voneinander gelegenen Stellen von Kökar im Süden bis Brändö im Norden (bei Brunnengrabungen und Tiefenbohrungen ermittelte Tiefen) zeigen nun, dass unter einer nährstoffarmen Oberfläche von 2—6 m Tiefe reiche kalkhaltige Schichten mit einem durchschnittlichen pH-Wert von 7.7—8.0 liegen können.

Ausser losen Bodenschichten gibt es zahlreiche kalkführende erratische Blöcke¹ und Kalk in Felsen sowohl auf Åland wie in den Schären von Åbo. Bei Grabungen zur Untersuchung von Eschenwurzeln habe ich auch Kalkblöcke und -Steine in dichterem Ansammlung angetroffen als die Oberfläche vermuten liess.

Weiter nach Osten tritt an vielen Stellen im Felsgrund Urkalk auf (ESKOLA u. a. 1929). Im Anschluss an derartige Kalkvorkommnisse habe ich die Esche an verschiedenen Standorten der Südküste Finnlands bei Tvärminne, Porkkala und Löparö (Sibbo) untersucht. An diesen Stellen fehlte die Schicht loser Bodenarten, so dass die Kalkvorkommnisse zu Tage traten. Die Eschen bei der Zoologischen Station in Tvärminne, in Porkkala auf Ramsö und Räfsö haben so geringen Boden, dass sie keine forstwirtschaftlich geeignete Wuchsform erreichen. Als schwach kalkholde Pflanze aber ist die Esche geeignet, einen Indikator für Kalkvorkommnisse in tieferen Böden auf ebenem Gelände zu bilden. *Dass Fraxinus excelsior auf stark geneigtem, gut exponiertem Boden für die Wurzel eine höhere und daher günstigere pH-Zahl erhält als auf ebenem Boden (wo eine solche günstige pH-Zahl durch Vorkommen von Kalk verursacht werden kann), soll in dem pH-Kapitel behandelt werden.*

Die Beachtung des bodenumgestaltenden Einflusses der geologischen Faktoren kommt hier nur insoweit in Frage, als diese günstige Eschenlokalitäten geschaffen haben. Fleckenweises Vorkommen von Kalk findet man an vielen Stellen im südlichen Finnland. *Dadurch erhält die Esche hier und da günstige Lokalitäten und sie kann sich den Kalk in der unteren Schicht der Abhänge zunutze machen. Fliessendes Sickerwasser kann nämlich aus der Umgebung (je nach dem Gefälle, dem Untergrund und den Abflussverhältnissen) der Esche auf Sand- und Moränenböden Nährstoffmengen zuführen, die zunächst bei der Beurteilung des Standortes sich nicht geltend machen. Im Jugendstadium ist die Esche wie die Kräuter von den Oberflächenverhältnissen stärker abhängig, aber nachdem sie tiefer in den Untergrund eingedrungen ist, kann sie sich selbst gut versorgen und*

¹ SCHÖN (1911) hat auf Brämön vor Sundsvall, Schweden, Kalksteine verschiedener Art untersucht und aus der Art des Vorkommens und der Verbreitung der silurischen Blöcke den Schluss gezogen, dass sie durch das Inlandeis dorthin verfrachtet worden sind. Sie gleichen nicht dem jämtländischen Silur, wohl aber erinnern sie an den Silur von Gävle, den WIMAN (1904) beschrieben hat.

Tabelle 20. Die Arten auf der Eschenlokalität am Slemmern (Mariehamn, Åland).

Pflanzenart	Deckungsgrad	Chromosomen- zahl, n-Zahl	Diploid Polyploid	Pflanzenart	Deckungsgrad	Chromosomen- zahl, n-Zahl	Diploid Polyploid
<i>Populus tremula</i>		19	d	<i>Anemone hepatica</i> ..	4	7	d
<i>Corylus avellana</i>		14	d	<i>A. nemorosa</i>	5	16	p
<i>Betula verrucosa</i>		14	d	<i>Vicia cracca</i>	5	6, 7, 14	
<i>Alnus glutinosa</i>		14	d	<i>Trifolium pratense</i> ..	2	7	d
<i>Prunus padus</i>		16	p	<i>T. medium</i>	2	ca. 40, 48	p
<i>Pyrus malus</i>		—		<i>T. repens</i>	2	16	p
<i>Sorbus fennica</i>		—		<i>Lotus corniculatus</i> ..	1	6	d
<i>S. aucuparia</i>		17	d	<i>Fragaria vesca</i>	2	7	d
<i>Rhamnus cathartica</i> .		—		<i>Filipendula ulmaria</i> ..	7	—	
<i>Viburnum opulus</i> ..	1	9	d	<i>F. hexapetala</i>	1	—	
		35		<i>Geum rivale</i>	2	21	p
<i>Rosa canina</i>	1	2	p	<i>Rubus saxatilis</i>	3	—	
		—		<i>Potentilla erecta</i>	4	—	
<i>Pteris aquilina</i>	2	—		<i>Oxalis acetosella</i>	2	11—12	p
<i>Anthoxanthum odor.</i>	4	10	p	<i>Geranium molle</i>	2	—	
<i>Agrostis</i> sp.		—		<i>G. silvaticum</i>	3	—	
<i>Alopecurus pratensis</i>	3	14	p	<i>Sedum album</i>	1	—	
<i>Dactylis glomerata</i> ..	3	14	p	<i>Pimpinella saxifraga</i> .	3	9, 18	
<i>Avena pratensis</i>	2	—		<i>Pyrola</i> sp.		—	
<i>A. pubescens</i>	3	8, 14		<i>Primula veris</i>	6	11	d
<i>Cynosurus cristatus</i> ..	4	7	d	<i>Lysimachia vulgaris</i> ..	3	14	p
<i>Briza media</i>	4	7	d	<i>Hypericum maculat.</i> ..	2	8	d
<i>Poa trivialis</i>	3	7	d	<i>Viola canina</i>	2	20	p
<i>P. pratensis</i>	3	14, 28, 35	p	<i>Helianthemum vulg.</i> ..	2	16	p
<i>Festuca arundinacea</i> .	2	14, 21, 35	p	<i>Plantago lanceolata</i> .	2	6	d
<i>Sieglingia decumb.</i> ..	3	—		<i>Melampyrum pratense</i>	1	9	d
<i>Sesleria caerulea</i> . . .	3	—		<i>Rhinanthus major</i> ..	4	7	d
<i>Paris quadrifolia</i> . . .	2	10?	p	<i>Prunella vulgaris</i> . . .	1	16	p
		35		<i>Galium boreale</i>	6	22, 33	p
<i>Listera ovata</i>	2	17, 18, 2		<i>G. verum</i>	5	(11), 22, 33	p
<i>Platanthera chlor.</i> ..	3	21		<i>Campanula rotundif.</i> ..	2	34	p
<i>Polygonum vivip.</i> ..	2	—		<i>Centaurea jacea</i>	3	—	
<i>Rumex acetosella</i> . .	2	21	p	<i>Achillea millefolium</i> ..	2	> 24	p
<i>Stellaria graminea</i> ..	1	13—14	d	<i>Taraxacum maculig.</i> .	1	—	
<i>Cerastium caespitosum</i>	1	ca. 55	p	<i>Chrysanthemum leuc.</i>	1	18	p
<i>Ranunculus acris</i> . .	1	7, 14					
<i>Dentaria bulbifera</i> ..	1	48	p				

Insgesamt d : p = 19 : 25

durch ihre Streu auch für andere Pflanzenarten von Einfluss sein, indem sie Nährstoffe aus der Tiefe holt, in die das Regenwasser sie von dem Wurzelbereich der Krautpflanzen weggeführt hat.

Im folgenden seien einige Standorte auf kalkhaltigem Boden untersucht.

4. Kalkmoräne mit dünner Bodenschicht.

Uferwiese am Slemmern (Mariehamn, Åland). 1 km nördlich von Mariehamn liegt eine Eschenlokalität auf dem Abhang nach dem Slemmern-Fjärd zu. Das Gefälle ist 5° und bei dem 100 m breiten Uferstreifen am Fusse des Felsens nach E exponiert, von dem eine Sandschicht über die Tonfläche nach dem Meere zu auskeilt. Wo der Sand noch in einer Mächtigkeit von 0.4 m auf dem Ton liegt findet sich parallel zum Ufer ein Eschenbestand. Das Wasser fliesst von dem Abhang über die Tonfläche und sickert durch den Sand, indem es der Esche eine gleichmässige Feuchtigkeit gewährleistet. Der Escheneinschlag in der Baumvegetation beträgt 50 %. Derselbe Uferstreifen mit Eschenvegetation begleitet den Slemmern weiter nach S gegen Mariehamn.

Das Artenverzeichnis enthielt folgende Arten (Tab. 20).

Die Eschenwurzeln waren hier auf der Strandlokalität (Slemmern) an der Oberfläche stark verzweigt, die in einer Tiefe von 6—10 cm von den feinen Wurzeln durchwebt war. Nur einige stärkere Wurzeln wuchsen waagerecht in einer Tiefe von 20—30 cm. Da die Eschen gefällt waren, waren zahlreiche Schösslinge aufgekommen, die etwa 2—6 gleich hohe Stämme mit 14 cm Durchmesser bildeten und die nach aussen gerichtet waren. Die eine Seite war astfrei und die Krone einseitig ausgebildet. Die Jahresringe waren ca. 2 mm stark. Da infolge der Durchlichtung die Stelle vergrast war, hatten die Eschen nun die Aufgabe, einen Schirm für Weide und Heugewinnung zu bilden. Die Holzerzeugung war unregelmässig und der Dickenzuwachs des Stammes infolge des nach aussen geneigten Wuchses der Stämme exzentrisch.

Die Eschen trugen reichlich Früchte, die nach dem Abfallen von dem Gras 4—5 cm oberhalb des Bodens festgehalten wurden, so dass sie trocken blieben. Der Samen war jedoch frisch, innen mandelartig blau, an gewissen Stellen teilweise durch Wühlmäuse gefressen. *Das Lichten hatte eine ungünstige Wirkung, da dann Vergrasung stattfand, welche die Verjüngung verhinderte; ausserdem wurde das Bakterienleben des Bodens und die CO₂-Produktion gestört, da dadurch eine Austrocknung der Oberfläche infolge der Durchlichtung und des dadurch bedingten freien Zutrittes des Windes hervorgerufen wurde. In einigen feuchten Gruben hatte sich Torf gebildet.*

Der Boden ist hier nicht sehr feucht, aber die Esche weist auch keine so stattliche Wuchsform auf; die Bäume bleiben niedriger, stehen lichter und spärlicher und der Unterwuchs besteht aus Corylus anstatt aus reichlicher Eschenvegetation.

5. Tiefgründige Kalkmoräne. *Ramsholm* (eingefried. Stelle mit älteren Eschen). Der W-Hang von *Ramsholm* (nahe bei Mariehamn, Åland) hat einen tiefgründigen Boden aus Kalkmoräne mit Humuspartikeln. Die Halbinsel ist 1 km lang und $\frac{1}{3}$ km breit und besteht aus einem Osrücken mit einer Neigung von 5° zu beiden Seiten. Die Humusschicht ist an den gelichteten Stellen über der Kalkmoräne 8—10 cm dick. Die Korngrösse wechselt sehr, zwischen 0.5 mm und 1—2 mm mit größerem Kies und Steinen. Die Entwässerung ist daher gut, ebenso die Durchlüftung und die CO_2 -Produktion des Bodens in dem Gebiet, das naturgeschützt ist. Die Vegetation sorgt in den meisten Fällen durch die Dichtigkeit der Bäume für die Beschattung. Die Bodenfeuchtigkeit ist genügend, so dass sich die Streu rasch zersetzt. Die Bodenproben zeigten am 10. VII. 1932 einen pH-Wert von 6.5—6.6.

Die Wuchsform der Esche war geradschäftig und astfrei bis zu einer Höhe von 7 m. Die Stämme hatten einen Brusthöhendurchmesser von 50—60 cm. Die Anzahl der Jahresringe betrug bei einem Stammdurchmesser von ca. 80—90 cm bis zu 200—218. Der Zuwachs war im Alter von 20—50 Jahren für Åland mittelgut, mit Jahresringen von 3—5 mm. Auch die Verjüngung war reichlich. In einer kleinen Grube mit grösserer Feuchtigkeit wuchsen 2-jährige Eschenpflanzen ganz deckend.

An anderen Stellen waren die Eschenpflanzen 1—5.5 m hoch und bildeten ein so dichtes Gebüsch, dass man nur unter Zuhilfenahme der Hände die üppige Eschenvegetation zu durchdringen vermochte. Die Krautvegetation war an solchen Stellen stark unterdrückt. Nur *Filipendula ulmaria* kämpfte an diesen dichten Stellen noch mit der Esche um den Raum. Auf lichtereren Stellen waren die Kräuter dicht und zahlreich. *Mit zunehmendem Wachstum hatte Fraxinus excelsior hier die Wuchsform der typischen Waldesche mit Jahresringen von 4 mm Dicke entwickelt, wie man sie auf guten Standorten auf Åland erwarten kann.*

Der verhältnismässig gute Boden auf *Ramsholm* ermöglicht einen Vergleich mit anderen Eschenlokalitäten in Deutschland und der Schweiz, die z. T. eine grosse Neigung gegen die Horizontalebene ($20\text{—}30^\circ$) aufweisen.

Deutschland. Geisberg, unmittelbar bei Heidelberg. Die Lokalität ist sandig und daher auf dem Scheitel des Berges trocken, aber an den steilen S-Hängen nehmen nach unten hin die feineren Partikeln zu und geben der Bodenfeuchtigkeit grössere Möglichkeit zu haften. Der pH-Wert war (am 7. VII. 1933) in einer Tiefe von 10 cm 5.8.

Im folgenden geben wir eine Übersicht über die Vegetation auf dem Geisberg vom Gipfel bis zum Fuss.

Deckungsgrad		Deckungsgrad	
Pinus	—	Sorbus aucuparia	—
Picea	—	Betula verrucosa	—
Pteris aquilina	5	Scirpus silvaticus	2
Lactuca muralis	2	Luzula sp.	—
Majanthemum bifolium ..	3	Oxalis acetosella	2
Calluna vulgaris	2	Juncus conglomeratus ..	2
Festuca ovina	3	Hypericum sp.	—
Dactylis glomerata	2	Veronica officinalis	3
Vaccinium myrtillus	3		

Hangabwärts einzelne Exemplare von *Quercus*, *Ulmus*, *Fagus*, *Corylus*, *Crataegus*, *Rosa*, *Rhamnus frangula* mit *Juncus* sp. sowie

Deckungsgrad		Deckungsgrad	
Carex pallescens	2	Impatiens parviflora	5
Deschampsia flexuosa ..	3	Epilobium montanum ..	3
Anthoxanthum odoratum .	3	Asperula odorata	3
Melandrium dioecum	3	Scrophularia nodosa	2
Rubus caesius	2	Melampyrum pratense ..	3
R. idaeus	2	Prunella vulgaris	3
Geum urbanum	4	Valeriana officinalis	3
Trifolium medium	4	Plantago lanceolata	4

Vom Gipfel abwärts folgen somit aufeinander: Kiefern- usw., Birken- usw., edler Laubwald. *Fraxinus* auf dem östlichen Abhang anzupflanzen ist wegen der geringen Feuchtigkeit der Stelle und ihrer niedrigen pH-Zahlen kaum angängig.

Auf ebenem und wenig geneigtem sandhaltigem Boden mit sonst guter Durchlässigkeit und Durchlüftung, aber mit grosser Feuchtigkeit durch Sickerwasser wird auch die zunehmende Azidität des Bodens ein Hindernis, wenn nicht der kalkhaltige Untergrund den Boden in neutralisierender Richtung beeinflusst. Infolgedessen ist z. B. das Substrat in den östlich von Karlsruhe gelegenen Gehölzen für Eschenkulturen ungeeignet.

Oberwald (Karlsruhe), 1 km östlich von der Eisenbahnstation; ebener Boden mit Wald von *Fagus*, *Quercus*, *Ulmus* und *Fraxinus* mit *Corylus* und Untervegetation (5. VII. 1933) von

Deckungsgrad		Deckungsgrad	
Juncus effusus	2	Geum urbanum	4
Milium effusum	5	Geranium robertianum ..	3
Anthoxanthum odoratum .	5	Epilobium sp.	—
Cerastium caespitosum ..	3	Impatiens parviflora	6
Stellaria longifolia	3	Hedera helix	3
Melandrium dioecum	3	Cornus sp.	—
Urtica dioeca	7	Hypericum maculatum ..	3
Rubus idaeus	6	Stachys silvatica	6
R. caesius	3	Galium palustre	5
Rosa sp.	1	G. aparine	3
Filipendula ulmaria	7	Lactuca muralis	3

Eschenpflanzen unter Schirm von *Fagus* zeigten hier (in Oberwald) geringes Wachstum, denn auf dem ebenen Boden trat leicht Wasserstagnation ein, so dass im Walde nackte Flecken vorhanden waren. Daher waren die pH-Werte für den feinen sandartigen Boden niedrig (vgl. Tab. 21).

Tabelle 21. Die pH-Werte für
Oberwald (5. VII. 1933).

Tiefe in cm	pH-Wert
0—10	5.8
10—20	5.8
20—30	5.4
30—40	5.4

Die Azidität dieser schlecht entwässerten, flachen Böden nahm, wie aus Tab. 21 hervorgeht, mit der Tiefe zu. *Durchlüftung und Nahrungszufuhr* durch sickern des Wasser fehlte, und die Zersetzung organischer Stoffe auf der Bodenoberfläche war langsam. Die Blattreste blieben unzersetzt am Boden liegen. Regenwürmer, die in Böden mit dem pH-Wert 6—7 vorkommen, fehlten hier ganz und die Bodenatmung der niederen Organismen war herabgesetzt, so dass die CO_2 -Produktion gering war. In Übereinstimmung hiermit wiesen nur die jungen Exemplare von *Fraxinus* die schlanke hohe Wuchsform der Waldesche auf (eine angebohrte Esche von ca. 19 m Höhe zeigte dagegen bei 10 cm Durchmesser 43 Jahresringe; in den 13 ersten Jahren hatten die Jahresringe noch eine Dicke von 4 mm, dann aber wurden sie schmal, nur 1—1 $\frac{1}{2}$ mm breit). Nur die dünnere obere Bodenschicht mit besserem Nährstoffgehalt hatte hier nach den obigen Zahlen zu schliessen der Esche den gewöhnlichen Zuwachs zu geben vermocht. Dann liess das Wachstum nach.

Schweiz. Bei *Olsberg* (Rheinfelden, 1 km südlich der Eisenbahnstation), wo der ebene Boden mit 10—20° Steigung in den Wald führt, auf Kalkmoräne mit eingelagerten Kalksteinen ist die Baumvegetation gut entwickelt. Im Halbdunkel unter Schirm von *Picea*, *Acer*, *Ulmus*, *Fraxinus* und *Corylus* gedeiht ein Unterwuchs von verschiedenen Kräutern, u. a. *Milium effusum*, *Geranium robertianum*, *Hypericum hirsutum*, *Alliaria* sp., *Rubus saxatilis* und *Stachys silvatica*.

Auf Grund der physikalischen und chemischen Beschaffenheit ist eine Durchwässerung des Substrates an dem N-Abhang bei Olsberg zu erwarten. Die Durchlüftung und Zersetzung der humusbildenden Stoffe geschieht rasch, daneben wird ein freies Spiel der Winde über die Bodenfläche verhindert. Schon drei Bodenproben aus 0—10 cm Tiefe zeigten durch ihren pH-Wert von 6.8—6.9 (am 4. VII. 1933) starke Kalkbeeinflussung. Die Wuchsform und der Zuwachs von *Fraxinus* waren hier gut und erinnerten in mancher Hinsicht an die Eschen in Südschweden (Dalby hage), Dänemark und auf Åland, die an Bachufern wachsen.

Starkes Gefälle ist für das Fortkommen der Esche nicht nötig, wenn Kalkmoräne die Unterlage bildet. Die Azidität wird dann zurückgehalten, ohne dass das Wasser den Boden rasch durchfließt. Bei *Adlisberg* (Zürich), wo kalkhaltige

Moräne schon an der Oberfläche (am 2. VII. 1933) an verschiedenen Stellen die pH-Werte 6.8—6.9, 6.5—6.6, 7.0—7.1 aufwies, war auf einem Gefälle von nur 0—5° *Fraxinus* von gutem Wuchs und guter Form.

Die Begleitvegetation bei Adlisberg bestand aus *Picea*, *Pinus*, *Quercus*, *Acer*, *Fagus*, *Prunus*, *Viburnum lantana* sowie

Deckungsgrad		Deckungsgrad	
Majanthemum bifolium ..	3	Impatiens parviflora,	
Paris quadrifolia	2	deckend (fleckweise)	10
Anemone nemorosa	3	Epilobium sp.	1
Geum urbanum	3	Viola sp.	1
Fragaria vesca	2	Cornus sp.	1
Rubus sp.	1	Sanicula europaea	2
Hedera helix	1	Asperula odorata	2
Oxalis acetosella	2	Stachys silvatica	3
Geranium robertianum ..	3	Lactuca muralis	3

In der lichten Randzone an den Wegen wuchsen junge Eschen ganz dicht in Abständen von 10 cm. [Jüngere Eschen von schöner Form habe ich auch bei der Eisenbahnstation Stein, bei Arth.-Goldau und Flüelen in der Schweiz angetroffen.]

Flüelen (Vierwaldstättersee). Der Seehang ist steil, 20—30°, stellenweise bis zu 45—60°, mit Anhäufung von Verwitterungsprodukten. Der humifizierte Boden wurde von fliessendem Wasser durchsickert, so dass sich Furchen in dem W-Abhang gebildet hatten. An diesen feuchten Furchen hatte die Esche eine geeignete Wuchsstelle gefunden.

Die Baumvegetation zwischen den kleinen Alpenmatten bestand in erster Linie aus *Fraxinus*, ausserdem *Quercus*, *Tilia*, *Acer*, *Corylus avellana*, *Viburnum opulus*, *Rhamnus frangula*, *Rosa* sp. *Ligustrum*, *Cornus* sp.

Der Unterwuchs war in der Hauptsache aus folgenden Arten zusammengesetzt (soweit sie bei der Heugewinnung verschont geblieben waren):

Deckungsgrad		Deckungsgrad	
Polystichum thelypteris ..	2	Vicia silvatica	5
Anthoxanthum odoratum ..	5	Geranium robertianum ..	3
Allium ursinum	3	Hedera helix	2
Rubus caesius	3	Sanicula europaea	3
Geum urbanum	4	Impatiens parviflora	4
Fragaria vesca	3	Primula veris	5
Spiraea sp.	—	Viola riviniana	3
Filipendula hexapetala ..	5	Galium mollugo	3

Zum Vergleich mit der Eschenlokalität Oberwald bei Karlsruhe wurde hier von mir eine 40-jährige Esche untersucht. Das Exemplar hatte die Form der schlanken Waldesche, der Durchmesser war 9 cm. Eine der auf ebenem Boden in Oberwald wachsenden typischen Eschen hatte im Alter von 43 Jahren einen Durchmesser von 10 cm. Hier dagegen war bei 40 Jahren der Durchmesser 9 cm. Doch massen im ersteren Fall die Jahresringe in den 13 ersten Jahren 4 mm, in den folgenden 1—1 ½ mm. Im letzteren Fall dagegen waren die Jahresringe durchgehends gleichmässiger mit zunehmender Dicke. Am besten waren sie in den letzten 13 (von 40) Lebensjahren.

Tabelle 22. pH-Wert auf dem Eschenstandort bei Flüelen (am 1. VII. 1933).

Tiefe in cm		pH-Wert
b-Serie 0—10	} 2 Parallelproben an verschiedenen Stellen	5.3
a-Serie 0—10		6.1
b-Serie 10—20	} 2 Parallelproben an verschiedenen Stellen	5.6
a-Serie 10—20		6.0
» 20—30		6.0
» 30—40		6.2
» 40—50		6.2

Die beiden Bodenproben der b-Serie stammen von einer schlechter durchwässerten Stelle, wo der Boden so hart war, dass der Bohrer nur mit Hilfe des Hammers eindringen konnte. Die Bäume waren zur Erleichterung der Beweidung und Heugewinnung entfernt worden. Der pH-Wert an dieser offenen Grasstelle betrug 5.3—5.6 (b-Serie), während die Proben der a-Serie von besser durchspültem Boden, nur 5 m davon entfernt, den für die Esche günstigeren pH-Wert 6.0—6.1 aufwiesen. Die Wurzelsphäre der Esche gehörte zu dem Substrat, aus dem der Boden der a-Serie-Proben genommen wurde.

Hier bei Flüelen an dem nach dem Vierwaldstättersee abfallenden Hange macht sich der Einfluss der von den hohen, schneebedeckten Berggipfeln ausgehenden Kälte wachstumshemmend geltend, trotzdem die Meereshöhe der Stelle nicht bedeutend ist. Der Wasserspiegel des Vierwaldstättersees liegt 437 m ü. d. M. und der mit Eschen bestandene Berghang geht etwa höchstens 100 m weiter aufwärts; dann folgen dunkle Nadelwälder wie eine Schutzwand gegen die kalte alpine Zone (Abb. 12). Der Eschenstandort bei Flüelen ist klimatologisch mit denjenigen im äussersten Schärenhof von Åland zu vergleichen. *Je näher eine Wachstumsstelle den zentralen Alpenketten der Schweiz liegt, umso mehr sind als Gegengewicht gegen die Nachtkälte in den Alpen besonders gute Böden auf tiefgründiger Kalkmoräne erforderlich. Nur fleckenweise tritt die Esche an solchen Stellen in der Landschaft hervor.*

Während *Fraxinus* bei Flüelen aufhört und nicht weiter die kühlen Alpentäler nördlich vom St. Gotthard hinaufgeht, tritt sie wieder südlich des Alpenmassivs an vielen Stellen näher der Grenze zwischen der Schweiz und Italien auf, z. B. bei Faido im Tessin. Auch in Norditalien findet sie sich, wird aber durch die Kultur verdrängt.

6. Kalkhaltiger Moränenton. Von den hierher gehörigen typischen Tonböden habe ich auf Åland ein Spezialgebiet in Finström, Emkarby, Landenge zwischen dem West- und Ostfjärd, untersucht. Die Landenge ist an der schmalsten Stelle 175 m breit und in der Nord-Südrichtung ungefähr 1 km lang. Sowohl nach Westen wie nach Osten ist der Neigungswinkel der Hänge so klein, dass die mittlere Scheitelpartie sich nur ca. 2 1/2 m über die Fjärde zu beiden Seiten erhebt. Der Boden besteht bis in unbekannte Tiefe aus gelbgrauem, bei Salzsäurebehandlung stark aufbrausendem kalkhaltigem Moränenton, die Oberfläche aus einer 0—30 cm mächtigen ausgewaschenen Schicht mit feinem Sand, Ton und eingemengtem Humus. Der Boden ist hart und der Erdbohrer konnte selbst mit dem Hammer nur bis in eine Tiefe von 50 cm eingetrieben werden. Die Oberfläche war ausgetrocknet, denn die Niederschläge konnten wegen der Härte des Bodens nur bis in 30 cm Tiefe eindringen. Abspülung und Austrocknung des Bodens waren so auffallend gross, als ob Felsgrund in einer Tiefe von 1/3 m darunter gelegen hätte.

Die Eschenlokalität bei Emkarby ist besonders wegen der drei verschiedenen Lichtungsstadien auf einem im übrigen gleichartigen Boden aufschlussreich:

- 1) stark gelichtet und abgeweidet, nur mit einzelnen Eschenindividuen in 6—8 m Abstand; Laub zur Hälfte von Insekten abgefressen;
- 2) zur Heugewinnung weniger gelichtet;
- 3) schwach gelichtet, mit mehr unberührter Untervegetation.

Die drei Zonen lagen wie Bänder quer über der Halbinsel nebeneinander. Das Artenverzeichnis (Tab. 23) bezieht sich auf die dritte Zone. Die Bodenproben wurden in einem Profil quer über die Landenge abwärts an folgenden 3 Stellen genommen (Tab. 24):

- a) auf dem Scheitel des schwach erhöhten Rückens mitten in der Eschenlokalität;
- b) auf dem Abhang in der Mitte zwischen Scheitel und W-Ufer;
- c) am Ufer in *Hippophaë rhamnoides*-Gebüsch innerhalb des Wurzelgebietes des am weitesten nach dem Meer hin stehenden Eschenindividuums.

Mit dem Zuwachsbohrer wurde in der 3. Zone die Holzerzeugung untersucht. Die Eschen auf dem Scheitel des Rückens hatten kleine Jahresringe, in den ersten Jahren 1—2 mm, dann aber gingen die Gefässe mehrere Jahre so ineinander über, dass die Zählung unsicher wurde. Die Wuchsform der Esche war kurz, gedrückt und in der Krone ausladend.

Die Eschen in der Mitte des Abhanges hatten einen Durchmesser von 7—8 cm und 1—2 mm dicke Jahresringe. Die Form war jedoch kurz mit ausladender Krone.

Die Eschen am Ufer hatten 1—2 mm dicke Jahresringe und zwar bei

Tabelle 24. Konsistenz und pH-Wert des Bodens bei Emkarby (Åland),
3. Zone.

Stelle	Bodenart	Tiefe in cm	pH-Wert
a) Auf dem Scheitel	Sand, Ton u. Humus	0—10	6.4
	»	10—20	6.6
	»	20—30	6.7
	Graue, aufbrausende Tonmoräne	30—40	7.1
	»	40—50	7.1
	»	50—60	6.9
	»	60—70	7.1
b) Auf dem W-Abhang	Schwarzer, mit Sand vermeng- ter Humus	0—10	6.9
	Gelbgrauer, schwerer aufbrau- sender Ton	10—20	6.9
	Gelbgrauer, stark aufbrausender Ton	20—30	7.1
	»	30—40	7.1
	»	40—50	7.1
c) Am Ufer	Sand	0—10	6.7
	Aufbrausender Moränenton	10—20	7.1
	»	20—30	7.1

einem typischen 31-jährigen, 6 m hohen Exemplar mit einem Durchmesser von 7 cm. Die Wuchsform war gedrunken kurz mit weiter Krone.

Bei näherer Untersuchung erwies sich, dass die Eschen in den verschiedenen Zonen im grossen und ganzen dieselbe niedrige Wuchsform hatten. Wo sie sich an gewissen Stellen bis zu einer Höhe von 10—12 m erhoben, waren die oberen Teile der Stämme nach verschiedener Richtung gekrümmt. Der Querschnitt des Stammes zeigte in verschiedener Höhe einen exzentrischen Dickenzuwachs.

Die Krone war früh verkümmert und Schösslinge hatten neue Stämme gebildet.

Das Laubwerk war zur Hälfte von Insekten abgefressen. Auch die übrigen Holzarten hatten eine gedrungene Wuchsform, die auf schlechteres Gedeihen hinwies.

Zunächst ist man geneigt, die Verschlechterung der Eschenlokalität lediglich auf den Einfluss der Kultur zurückzuführen; infolge des Lichtens war nämlich der Boden dem austrocknenden Einfluss der Winde ausgesetzt. Bei Grabungen zeigten jedoch die Eschenwurzeln ein verkrüppeltes Aussehen. Die kleineren Wurzelverzweigungen waren wie der Stamm wellig gekrümmt und

die Wurzelspitzen verdickt.¹ In dem harten Boden vermochten die Wurzeln daher nur dicht unter der Oberfläche vorzudringen, die trocken war. Aus diesem Grunde waren die Jahresringe schwach und der Stamm kurzwüchsig.

¹ *Die Wurzel.* Die Eschenwurzel hat eine hellgelbe Farbe, so dass sie sich leicht im Boden verfolgen lässt. Schon mit der Lupe sieht man die grossen Frühholzgefässe, die eine Verwechslung ausschliessen. In humusreichem Boden vermag die Wurzel schon im ersten Jahre bis in 50 cm Tiefe zu dringen (ENGLER, 1903). Die Hauptwurzel entwickelt sich zu einer Pfahlwurzel von bedeutender Dicke. In den ersten Jahren bilden sich Verzweigungen nur bis zur dritten und vierten Ordnung. In diesem Alter weist also die Esche eine geringe Anzahl kleiner fadenförmiger Wurzeln auf. Eine bedeutende Menge organischen Stoffes wird daher in einem späteren Wuchsstadium für die Neubildung und Vergrösserung des Wurzelsystems verbraucht, das den Boden an der Erdoberfläche dicht durchwebt und bei älteren Bäumen eine bedeutende Grösse erreicht. Es ist ganz natürlich, dass die Keimpflanzen der Esche infolge ihrer schwachen Saugfähigkeit grosse Ansprüche an den im Boden aufgespeicherten Vorrat an Wasser und mineralischen Bestandteilen stellen. Auf mittulguten und schlechten Böden ist somit die Esche gezwungen, ihren Zuwachs schon in einem frühen Stadium einzustellen. In einem solchen Zustand verkümmert sie langsam und wird durch weniger anspruchsvolle und daher konkurrenzkräftigere Holzarten verdrängt.

Mykorrhiza, sowohl ektotrophische wie endotrophische, fehlt nach ENGLER (1903). Nach STAHL (1900, S. 549) und v. BÜSGEN (1901) soll dagegen endotrophe Mykorrhiza bei der Esche vorkommen. Selbst habe ich ektotrophische Mykorrhiza (auf schlechteren Böden) festgestellt.

Im Frühjahr, Vorsommer und Herbst entstehen neue Wurzelverzweigungen. Der bei den Nadelhölzern vorkommenden intensiven Braunfärbung der Wurzel nach abgeschlossenem Längenzuwachs entspricht bei der Esche wie bei der Linde nur eine mässige Gelbfärbung. Die helle, gelbe Färbung der Eschenwurzeln erschwert die Feststellung, ob noch beim Aufgraben der Wurzeln Zuwachs stattfand. Ein Kriterium für das Aufhören des Zuwachses ist, dass sich die Wurzelhaare bis zur Wurzelspitze erstrecken, die dann auch dunkel ist. Oberhalb der Wurzelspitze findet sich eine weisse Zone von einigen Millimetern Länge; zu beiden Seiten geht die helle Farbe scharf in dunkleres Braun über. Bei *Fraxinus excelsior* beträgt die gefässlose Zone in der Wurzelspitze nur 0.18 mm. Die Gefässstruktur ist durchgehends porös-netzförmig (SCHERER, 1904).

Die Kurve für den Zuwachs der Wurzel hält nach ENGLER (1903) gleichen Schritt mit der Temperatur, solange genügende Feuchtigkeit vorhanden ist, dann sinkt die Zuwachsgeschwindigkeit oder hört infolge Wassermangels ganz auf.

Dass die edaphischen Faktoren von grosser Bedeutung für das Wurzelsystem der Esche sind, ist durch zahlreiche Beobachtungen erwiesen worden. Auf den harten Tonböden auf Åland ist die Wurzel flach, auf den grobkörnigen Moränenhängen dringt sie tiefer ein, weist aber zahlreiche Verzweigungen in der dünnen Humusschicht an der Oberfläche auf. Infolgedessen ist die Wuchsart der Eschenwurzel auf verschiedenen Böden verschiedenartig (vgl. die graphische Darstellung in der Arbeit von OPPERMAN und BORNEBUSCH, 1928, S. 70, Fig. 10). Wenn die Wurzeln sich umbiegen, wird die konkave Fläche frei von Seitenwurzeln sowohl bei *Fraxinus* wie auch bei *Abies*, *Acer* und krautartigen Pflanzen.

Das ganze Aussehen der Esche erinnerte hier an die Wuchsform der Esche in Felsenspalten mit dünner und austrocknender Bodenschicht. Grosse Holzproduktion kam daher nicht in Frage. Der stark kalkhaltige zementharte Untergrund liess den Baumwurzeln wenig Raum in der im Sommer austrocknenden Oberflächenschicht. Dagegen bot diese lose Deckschicht von 0—20 cm einen guten Boden für die Krautvegetation, die an und für sich reich war, aber ein falsches Bild von der Eignung der Lokalität für Holzarten gab. Da der starke Kalkgehalt die Mineralisierung der Humusstoffe beschleunigt, wird die Wasserkapazität infolge Mangel an Humusstoffen gering. Nur durch ein natürliches, vom Menschen unbehindertes Verschmelzen der Vegetationsschichten in aufwärtssteigender Folge (Boden-, Strauch- und Baumschicht) könnte ein besserer Bodenzustand mit grösserer Feuchtigkeit und reicherer Humusschicht für künftige Holzerzeugung erreicht werden. Ein derartiger Entwicklungsgang der Vegetation steht hier jedoch im Widerspruch mit dem Interesse des Landwirts, der zur Erleichterung der Heugewinnung den Bestand lichtet, bis der Pflug die Stelle in Ackerboden verwandelt. In die gelichtete Baum- und Strauchschicht dringen bei zunehmender Lichtmenge polyploide Kräuter (Gras- und *Carex*-Arten) ein, entsprechend ihrer stärkeren vegetativen Kampffähigkeit auf dem kalkhaltigen Boden. Die Austrocknung des Bodens durch die Wurzeln der Kräuter führt zu allmählicher Aushungerung von *Fraxinus* und die Naturverjüngung der Esche wird durch die zunehmende Vergrasung verhindert.

7. Übersicht. Die untersuchten Sandböden sind im allgemeinen zu trocken und nährstoffarm für die Esche mit ihren grossen Ansprüchen an mineralische Substanzen. Sie können daher hier ganz ausgeschaltet werden, soweit es sich um Holzgewinnung handelt. Da aber die Esche bei ihrer Ausbreitung auch weniger geeignete sandige Böden als Etappen benutzen muss, ist darauf hinzuweisen, dass auf Sandböden mit stärkerem Neigungswinkel das Sickerwasser Nährstoffe von besseren Böden herbeizuschaffen vermag. Wo also die Unterlage von nährstoffhaltigem Wasser durchtränkt wird, kann die Esche auf feuchten, sandigen Standlokalitäten zeitweilig so lange aushalten, bis von der betreffenden Stelle Samenverbreitung eintritt, denn derartige Standorte scheinen auf die Samenbildung fördernd einzuwirken.

Auf Åland gehen die Eschen, die durch die Landhebung in ein höheres Niveau gelangen, infolge Auslaugung und Austrocknung des Bodens früher oder später ein. Aber diese absterbenden Eschen haben eine ungewöhnlich reichliche Fruchtbildung, so dass, wenn sie mehrjährig ist, eine oder mehrere derartige Eschen auf einem trockenen Standort und bei günstiger Exposition einen guten Ausgangspunkt für ein neues Verbreitungszentrum bilden.

Schwere Tonböden bereiten im allgemeinen dem Waldbau und im besondern dem Anbau der Esche erhebliche Schwierigkeiten. Das Wasser wird durch die Bodenflora am Abfließen gehindert und in Senken und Vertiefungen verursacht das Wasser die durch Büten und Schlamm gekennzeichneten Versumpfungerscheinungen, die die Produktion herabsetzen und Fäulnis sowie braunes Eschenkernholz im Gefolge haben.

Tonböden mit hartem Untergrund haben eine gewisse Ähnlichkeit mit den früher (S. 114) behandelten flachgründigen Böden. Eine Reihe von interferierenden Faktoren wirkt dabei in negativer Richtung, so dass die Esche dort nur im Jugendstadium fortkommt. Bei weiterem Wachsen des Stammes tritt bald eine Stockung im Wachstum ein.

Auf Åland ist die Oberschicht der Kalkmoräne ausgewaschen. Es hat sich mergelhaltiger Ton gebildet, der dann durch die Landhebung über den Wasserspiegel gehoben wurde. An vielen Stellen sind durch Auswaschung Geröll- und Blockufer entstanden, auf denen sich Pflanzenreste anhäufen, so dass dort mit der Zeit ein erstes Keimbeet für *Fraxinus excelsior* entsteht. [Das Spezialgebiet Ljllholmen (Lemland, Åland, S. 98) bietet ein gutes Beispiel hierfür.] Auf solchen Lokalitäten folgt, wie PALMGREN (1915—1917, S. 27) nachgewiesen hat, die Esche nach der Landhebung unmittelbar hinter *Alnus glutinosa* auf niedrigeren, frischen Böden.

Nach der Hebung über die Wasserfläche setzt eine Auslaugung des Bodens ein, wobei der für Åland kennzeichnende Kalkhorizont, der bei Salzsäurebehandlung infolge der zahlreich eingelagerten Körner zermahlenen Kalksteins aufbraust, je nach dem Betrage der Landhebung etwa 40—80 cm tief liegt. Der Boden ist physikalisch warm und häufig allzu trocken und mit der Zeit ziehen sich die Partikeln zu einer festen Untergrundsicht zusammen. *Daher kommt Fraxinus excelsior auf den allmählich immer härter werdenden kalkhaltigen Tönen nicht schönwüchsig fort, sondern zieht sich in Form von Verjüngung wieder nach der Uferzone zurück.*

Stellenweise steht das Ufergestein an und weniger tiefe Felsenspalten und Täler ziehen sich zwischen den Felsenerhebungen hin. Die Mächtigkeit der Bodenschicht beträgt daher kaum einen halben Meter; stellenweise ist der Boden so dünn, dass er leicht austrocknet.

Die aus verschiedenen Bodenarten bestehende Moräne enthält recht wechselnde Pflanzennährstoffe und die Durchwässerung ist auf einem beschränkten Standort sehr verschiedenartig. Solche Bodenschichten bieten somit je nach den chemischen und physikalischen Verhältnissen *Fraxinus excelsior* verschiedene Produktionsvoraussetzungen. Dazu kommen hinsichtlich Wärme, Luft und Bakteriengehalt wechselnde klimatologische Bedingungen in Frage. *Da die Esche zur Lösung und zum Transport von Nährstoffen grossen Bedarf an Wasser hat, kann sie sich bei ungünstigen Feuchtigkeitsverhältnissen*

die vorhandenen Nährstoffe nicht in genügender Menge und in gleichmässiger Folge zunutze machen. Ausserdem kann der Tonboden und der Felsgrund nahe an der Oberfläche leicht Wasserstagnation und Versumpfung veranlassen, also das gerade Gegenteil der Trockenheit, wenn auch gleich schädlich für die Holzproduktion. Auf flachem Tonboden von geringer Mächtigkeit können nur junge Eschen mit waagerechtem Wurzelsystem, auf tiefgründigem dagegen auch ältere Exemplare gedeihen. Da die Esche nur bei günstigen Bodenverhältnissen sowohl in den oberen wie in den unteren Bodenschichten das notwendige Substrat erhalten kann, hängt die Holzerzeugung davon ab, ob die Wurzel eine geeignete Bodenschicht erreicht. Die Untervegetation ist für die Esche von grösster Bedeutung, da sie diese gegen allzu starke Sonnenstrahlung und gegen die Schlammbildung bei Regen schützt. Gleichzeitig wird auch die Verwitterung der Mineralbestandteile beschleunigt, so dass die Wurzeln die Nährstoffvorräte der feuchteren und tieferen Bodenschichten erreichen können. Die Keimpflanzen, die in einer durch Verwitterung des Felsgrundes entstandenen dünnen Bodenschicht in Felsspalten wachsen, erfahren eine Stockung im Wachstum, denn nach einigen Jahren bedürfen sie zu ihrem Fortkommen einer tieferen (bis zu 1.5 m mächtigen) Bodenschicht.

Ausser der Mächtigkeit der Bodenschicht ist auch die *Bindigkeit* oder Konsistenz des Bodens von Bedeutung. Während Sandboden mit höchstens 15 % Ton so geringe Bindigkeit hat, dass nur die Wurzeln der erwachsenen Eschen, aber nicht die der Keimpflanzen wachsen können, sind in hartem Tonboden nur die stark auswärts verlaufenden Wurzelverzweigungen imstande fortzukommen.

Der Verwitterungsboden enthält längere Zeit Nährstoffe, wenn er verschiedene Mineralbestandteile aufweist.

Auch die *Schichtenfolge* ist von Bedeutung. Nur auf waagerechtem Boden kann die Bodenfeuchtigkeit die Nährstoffe gleichmässig verteilen. In Bodensenken ist die Feuchtigkeit eine andere als auf den Bodenerhebungen; *in beiden Fällen sucht Fraxinus excelsior am liebsten die Abhänge auf, wo sie das Sickerwasser aus Gebieten ausserhalb der eigentlichen Rhizosphäre auffängt*. Die unteren Schichten üben einen grossen Einfluss aus. Loser, stark abdunstender Sand- und Kalkboden ist nur dann fruchtbar, wenn die unteren Schichten das Wasser halten. Dagegen ist für die wasserführenden oberen Schichten ein durchlässiger Untergrund vorteilhaft, denn nicht nur das Wasser, sondern auch die Nährstoffe steigen mit dem Wasser aufwärts. Auf Tonboden und Berghängen ist undurchlässiger Untergrund gefährlich oder hinderlich für das Wachstum der Esche. Tiefe Furchen im Boden sammeln das Wasser zu Tümpeln (mit Senkung der pH-Zahl als Folgeerscheinung). Auch das Sickerwasser ist von Einfluss, indem es teils die Durchlüftung und auch die pH-Zahl erhöht, teils — in der Nähe von Nadelwald — die pH-Zahl senkt, wenn

Humussäuren in das Wurzelgebiet sickern. Die Eschenlokalität bei Sattula (S. 139) gibt ein Beispiel dafür.

Das Bodenwasser weist an Eschenlokalitäten wechselnde Beschaffenheit auf. Das *Grundwasser* steht über dem Felsgrund und tiefer liegenden Tonschichten und strebt nach Gleichgewicht in der Horizontalebene. Daher steht es an Moorrändern, in Tälern und Senken näher an der Oberfläche und in der Wurzelsphäre der Esche. Wenn es sich in Bewegung befindet, sickert es in Anpassung an den Felsgrund, die Tonschichten und Neigungsverhältnisse durch den Boden. Da es mit dem Wasserstand der fließenden Gewässer in Verbindung steht, hat die Senkung eines Sees und langandauernde Trockenheit grossen Einfluss auf das Grundwasserniveau, wie man bei Svartsmara, Åland, feststellen kann, eine Eschenlokalität, die weiter unten (S. 134) beschrieben wird. Während Kalkmergel und Moräne im allgemeinen das Wasser durchlassen, bildet Tonboden eine schwer durchlässige Unterlage, so dass die Oberfläche dort leicht durch den Regen abgespült wird und die Eschenwurzeln unter Trockenheit zu leiden haben. Sie zeigen daher auf trockenem Tonboden Anschwellungserscheinungen. Das kapillare Wasser steigt dagegen in feinkörnigen Böden leichter. Es wird auch auf ein Mass eingestellt, bei dem die stickstoffbildenden Bakterien im Untergrund in ihrer Tätigkeit begünstigt werden. Ausserdem trägt abgefallenes Laub und Zweigwerk zur Humusbildung bei, soweit der Boden nicht durch Beweidung, Mahd oder Abholzung beeinflusst wird, so dass Sonne und Wind sich zu stark geltend machen, wie in dem Spezialgebiet auf der Landenge zwischen dem West- und Ostfjärd bei Emkarby (Finström, Åland) der Fall ist (S. 126).

Im Gegensatz zu den Moränenböden enthält der Tonboden oft wenig kapillares Wasser. Wo jedoch Wasser in Ton gerät, bildet sich eine kolloidartige Lösung, die sehr langsam Wasser abgibt. Die Dichtigkeit des Tonbodens hindert auch die Luft bis an die Eschenwurzeln niederzudringen, so dass der für die Esche unzuträgliche Wasser- und Lufthaushalt des Tonbodens trotz des reichen Nährstoffgehaltes des Tons auf derartigem Boden die Holzproduktion hemmt. *Der Holzertrag wird daher geringer als man auf Grund der reichen Bodenflora erwarten sollte, die ja an der Oberfläche mehr als die in die Tiefe reichenden Bäume begünstigt wird.* Intensive Kulturmittel in Form von Sand- und Torfbodenmischung in Verbindung mit Kalkdüngung wären — ebenso wie in der Landwirtschaft — notwendig zur Erreichung der hohen Produktion, auf welche die reichen Nährstoffmengen der Lehm Böden hindeuten. Tone in dem schwach kupierten Gelände von Åland sind daher Waldböden, die sich für die Fichte und Birke mit ihrem flacheren Wurzelsystem und darauf beruhendem Konkurrenzvermögen als Standorte eignen. Die Esche dagegen gedeiht nicht bei Bodentrockenheit, wie das Spezialgebiet in Emkarby zeigt (S. 126).

Wenn *die Landhebung* auf Åland, wie zu erwarten ist, weiter fortschreitet, werden neue kalkhaltige Moränen- und Tonböden aus dem Meere an Stellen emporsteigen, die heute steril erscheinen. Die Beschaffenheit derartiger Tonböden habe ich in ihrem unberührten Zustand am Meeresboden an verschiedenen Stellen auf Åland untersucht z. B. bei Korsöhamn, südlich von Mariehamn. Meine Untersuchungen ergaben das Resultat, dass der glaziale Ton bei Korsö aus Bänderton bestand mit hauptsächlich 1 cm mächtigen Schichten von dunkleren und helleren Bestandteilen in wechselnder Folge. Die helleren Schichten bestanden aus feinem, sandigem Material, das bei Behandlung mit Salzsäure stark aufbrauste. Wenn diese im Meere abgelagerten Schichten über das Wasser emporsteigen, machen sich Austrocknungsvorgänge geltend und der Boden verhärtet sich zu festen, von Wasser und Pflanzenwurzeln schwer zu durchdringenden Tonen. Derartige glaziale Bändertone oberhalb des Wassers habe ich an Stellen untersucht, wo sie an Grabenrändern und -Sohlen im mittleren Teil von Åland z. B. bei Finström aufgeschlossen sind. Diese Böden sind somit trotz ihrer Mineralbestandteile für Pflanzen mit tieferen Wurzeln weniger fruchtbar. Die Krautvegetation kann auf ihnen dagegen sehr reich sein.

Wie sich *die erste phanerogame Vegetation* auf derartigen aus dem Wasser emporgestiegenen Böden zonal entwickelt, zeigt das Ufer an der Eschenlokalität auf der Landenge zwischen dem West- und Ostfjärd in Emkarby, Åland (S. 126); s. auch PALMGREN (1915—1917, S. 42—43). Das östliche Wiesen-

Tabelle 25. Uferzonen mit verschiedener Vegetation in Emkarby (Åland).

Reihenfolge	Breite in m	Pflanzenart	Chromosomenzahl, n-Zahl	Diploid	Poly-ploid
1	75	Phragmites communis	24		p
2	20	Eriophorum polystachium.....	29		p
3	10—20	(Scirpus uniglumis) u. Calamagrostis neglecta	ca. 35		p
4	9	Carex Goodenowii	42		p
Grenze					
5	—	Parnassia palustris.....	10	d	
6	9	Sesleria caerulea.....	—		
7	20	Briza media	7	d	
8	8	Avena pubescens	8, 14		
9	5	Alnus glutinosa	14	d ¹	
10	—	Fraxinus excelsior.....	23	d	
Insgesamt d : p = 4 : 4					

¹ In Amerika auch tetraploid gefunden.

ufer weist nämlich in scharf markierter Reihenfolge die in Tab. 25 angegebenen Vegetationszonen vom Wasser landeinwärts auf.

Ein Blick auf die obigen Uferzonen (Tab. 25) zeigt, dass in dem kalkgesättigten Wasser am Ufer nur polyploide Arten wachsen, weiter aufwärts diploide Arten. Hierin stimmen meine Ergebnisse mit denen ROHWEDERS (1936) überein.

Da der Boden am Wasserrand weich ist, können die genannten Pflanzen mit ihren Wurzelstöcken und Wurzeln eindringen und den Boden lockern. Auf den etwas feuchten, schwach geneigten Lokalitäten entwickelt sich dann aus dem Ufergebüsch meist eine Eschenwiese in verschiedenen Entwicklungsstadien. *Alnus glutinosa* und *Fraxinus excelsior* bilden als vorherrschende Bäume einen dichten Waldrand, während landeinwärts auf festem Boden der Bestand lichter wird.

ORGANOGENE BÖDEN.

1. Torfboden. Eine aufschlussreiche Torfbodenlokalität auf Kalkgrund habe ich in einem Spezialgebiet auf Åland untersucht.

Svartsmara (Finström, Åland).

Die Eschenlokalität liegt im nördlichen Teil der Landzunge oder Halbinsel zwischen Västerträsk und Storträsk. Das Gebiet hat die Form eines Dreiecks mit ca. 200 m langen Seiten und der Spitze nach einem Weiher gerichtet. In der Richtung S—N erhebt sich ein kleiner Os 3—4 m über den Weiher. Der Os ist steinig und weist in der Mitte eine dünne, ca. 10 cm starke Humusschicht auf. Der Neigungswinkel beträgt an der breitesten Stelle des Oses 5°; nach Süden zu geht dieser in fast ebenen Torfboden über, der nach Norden auskeilt. Im Süden, Osten und Westen am Weiherrand erreicht der Torf seine grösste Mächtigkeit, 1.25 m. Der Torf liegt — wie der Weiher — über einer kalkhaltigen, bei Salzsäurebehandlung aufbrausenden Tonschicht. Da das Niveau des Weihers durch Anlage von Gräben vor 30 Jahren 2 m gesenkt worden ist, hat sich der Torfboden in den letzten Jahren rascher humifiziert. Der Ton tritt an der südlichen Grenze der Eschenlokalität an der alten Uferböschung, die durch einen aufgeschütteten Wall und durch nach aussen geneigte Bäume an der Abrasionskante gekennzeichnet ist, beinahe zutage. Auf die trockengelegte Fläche sind die Pflanzen nach der Senkung des Wasserspiegels um 2 m in Form von Assoziationen von *Picea abies*, *Betula pubescens*, *Fraxinus excelsior*, *Alnus glutinosa*, *Carex Goodenowii* und *Phragmites communis* ausgewandert und zwar in der Richtung gegen den Weiher (mit den zwei letztgenannten polyploiden Arten im Wasser).

Die Bodenproben wurden (15. VII. 1932) an folgenden Stellen, die als Eschenstelle 1, 2, 3 und 4 bezeichnet sind, genommen.

Eschenstelle 1 (an der trockensten Stelle) hatte in 0—20 cm Tiefe Humus und Torf, in 20—30 cm Tiefe Sand und Torf sowie in der Hauptsache Sand, jedoch von 30—40 cm an nicht aufbrausend; die pH-Werte lagen zwischen 4.4 und 5.1 in einer Tiefe von 0—40 cm. Aber die Eschenwurzeln erreichten kalkhaltigen Boden mit pH 6. Das Alter der Esche betrug 71 Jahre. Die Jahresringe waren in den ersten 15 Jahren unbedeutend, dann folgte ein gleichmässiger Zuwachs von 2 mm. Der Stammdurchmesser war 24 cm.

Eschenstelle 2, in 0—60 cm Tiefe Torf, dann Moräne, nicht aufbrausend, pH 5.6—6.4 in der Oberflächenschicht. Die Dimensionen wie bei der vorhergehenden Stelle, aber die Jahresringe ca. 4 mm.

Eschenstelle 3, in 0—1.25 m Tiefe Torf. Die kalkhaltige Moräne lag in 1.25 m Tiefe, ebenso das Grundwasser. Die pH-Werte waren 4.4—6.0. Eine 86-jährige Esche zeigte die ersten 7 Jahre unmerkliche Jahresringe, dann 45 Jahre rasches Wachstum, darauf 5 Jahre kleine Jahresringe infolge von Stagnation wegen erreichter höchstmöglicher Grösse bei dem damaligen Substrat vor der Senkung des Wasserspiegels, nach der Senkung desselben raschen Zuwachs mit Jahresringen von 2—3 mm während der letzten 29 Jahre.

Eschenstelle 4. Torfboden, pH-Werte 3.8—5.4 in 0—70 cm Tiefe; Grundwasser in ca. 80 cm Tiefe. Die Esche war nur 4 ½ m hoch und wuchs vorläufig noch im Schatten; kleine, mit blossen Auge nicht unterscheidbare Jahresringe. Die Rohhumusschicht zog die Feuchtigkeit an die Oberfläche, so dass die tiefer liegende Kalkmoräne diese beeinflussen konnte und eine lebhafte Bakterientätigkeit stattfand. Eine Reihe von interferierenden Faktoren hielt hier die Pflanzen an der Minimalgrenze der Zuwachsmöglichkeit.

Die drei erstgenannten Eschenstellen hatten den niedrigsten pH-Wert in einer Tiefe von 10—20 cm. Im übrigen waren die pH-Werte in den oberen und den unteren Schichten nach der alkalischen Seite verschoben. (Vgl. S. 161.)

Die niedrigen pH-Werte in der humusreichen Oberflächenschicht des Torfes dürften auf der reichen Zersetzung durch Mikroorganismen beruhen. Die kalkhaltige Schicht unter dem Torf wurde von den Eschenwurzeln an den zwei trockensten Stellen direkt erreicht, während an der dritten Stelle das Wasser indirekt aufgesogen wurde, so dass ein pH-Wert von 6.0 wohl als der Holzproduktion zugrunde liegend gelten kann.

Vegetation:

a) Holzarten.

Die Eschen waren 60—70 Jahre alt, aber auch Schösslinge und Keimlinge waren vertreten. Die Wuchsform war stattlich; schlanke Stämme bis zu 20 m Höhe, die mit *Populus tremula* an den trockenen Stellen, mit *Betula pubescens*, *Picea abies* und *Alnus glutinosa* an feuchten Stellen konkurrierten. Das Kronengewölbe war stellenweise geschlossen; darunter herrschte Halbdämmerung, so dass *Sorbus aucuparia* eingegangen war.

b) und c) s. Tab. 26.

RANCKEN (1927) rechnet diese Lokalität bei Svartsmara, Åland, zu den besten Eschenlokalitäten auf Åland. Hier an der Nordgrenze der Esche kann man natürlich nicht die Dimensionen erwarten, die Polen und Deutschland auf guten Standorten aufweisen. Aber die Qualität des Nutzholzes ist für den Norden gut (Abb. 13).

In dem Masse, wie die Humifizierung des Torfes fortschreitet und der Boden nach der Entwässerung sich verbessert, dürfte man hier im Zentrum von Åland bei gleichartigen Torfböden mit Jahresringen von 4 mm Stärke für *Fraxinus excelsior* rechnen können. Am nächstbesten in der Produktion unter den Torfböden auf Åland ist die unten näher beschriebene Eschenloka-

Tabelle 26. Strauch- und Krautvegetation bei Svartsmara (Åland).

Pflanzenart	Deckungsgrad	Chromosomen- zahl, n-Zahl	Diploid	Polyploid	Pflanzenart	Deckungsgrad	Chromosomen- zahl, n-Zahl	Diploid	Polyploid
b) <i>Strauchschicht.</i>					Thalictrum flavum ..	3	42		p
Juniperus communis, hochstämmig, aber absterbend		—			Ranunculus auric. ..	2	16, 24		p
Salix pentandra		38		p	Stellaria nemorum ..	2	—		
Corylus avellana		14	d		Geranium silvaticum	5	—		
Rhamnus frangula ..		—			Oxalis acetosella	3	11—12		p
Pyrus malus		—			Potentilla erecta	2	—		
Viburnum opulus ..		9	d		Geum rivale	3	21		p
Ribes alpinum		—			Alchemilla sp.		—		
c) <i>Krautvegetation.</i>					Filipendula ulmaria ..	10	—		
Pteris aquilina	1	—			Rubus idaeus	10	7	d	
Phlegopteris dryopt. .	1	—			Rubus saxatilis	2	—		
Athyrium filix fem. .	2	—			Trifolium pratense ..	2	7	d	
Lycopodium clavatum	2	—			Anthriscus silvestris .	2	8	d	
Urtica dioeca	10	24		p	Sanicula europaea ..	2	8	d	
Melica nutans	2	9	d		Pyrola rotundifolia ..	3	23	d	
Dactylis glomerata ..	2	14		p	Vaccin. vitis idaea ..	1	12	d	
Deschampsia caespit. .	2	14		p	Lysimachia vulgaris ..	2	14		p
Poa pratensis	2	14, 28, 35		p	Primula veris	3	11	d	
Majanthemum bifol. .	2	14		p	Trientalis europaea ..	2	—		
Paris quadrifolia	2	10?		p	Prunella vulgaris ..	2	16		p
Orchis maculata	1	10	d		Scrophularia nodosa ..	2	—		
Anemone hepatica ..	3	7	d		Melampyrum pratense	2	9	d	
A. nemorosa	4	16		p	Galium boreale	2	22, 33		p
					Campanula persicif. .	2	8	d	
					C. trachelium	2	17		p
					Insgesamt d : p = 14 : 16				

lität bei Eckerö, Torp. Diese zwei Lokalitäten lassen sich neben mittelhute dänische Eschenböden gleicher Beschaffenheit stellen.

2. *Humusboden.* Humusboden auf Kalkmoräne bietet der Esche die besten Zuwachsbedingungen. Die bereits (S. 81) im Zusammenhang mit dem Temperaturfaktor beschriebene Eschenlokalität auf Lorven (Vårdö, Åland) hatte am Ostabhang der Insel in der Nähe des Meeres auf Kalkmoräne mit eingemengtem Ton eine 10 cm starke Humusschicht. Durch den lockeren Untergrund sickerte kalkhaltiges Wasser gleichmässig an das Ufer. Der Boden war somit ständig feucht, aber nicht nass, da der Abfluss gut war. Die Blattstreu war daher rasch humifiziert, so dass der Boden rein war. Die

umgebenden dichtgestellten Erlen schützten die Stelle vor Wind. Daher konnten die jungen wachsenden Eschen einen Durchmesser von 10.5 cm aufweisen, was für die acht Jahresringe einen jährlichen, gleichgrossen Dickenzuwachs von 5.6 mm bedeutete. Diese Spitzenleistung (von 5.6 mm) beruhte auf der Mischung von Humus und Moräne und darauf, dass die Esche noch so jung war, dass die geringe Mächtigkeit der Bodenschicht den Zuwachs des Baumes noch nicht gehemmt hatte. Vielleicht war die Esche als Stubbenspross schnell aufgewachsen, was bei wiederholten Untersuchung nicht festgestellt werden konnte, weil sie dann gekappt war.

3. Übersicht. *Kalkmoränenböden* mit Humus oder Torf sind für die Esche wie auch für mehrere andere Holzarten günstig. Die grosse Nährstoffmenge, die poröse Struktur und der damit zusammenhängende Wasserhaushalt bewirken, dass alle unsere Laubhölzer auf derartigen Böden ihre Nährstoff- und Feuchtigkeitsbedingungen erfüllt finden und im allgemeinen im Mischbestand gut gedeihen, so dass das Produktionsvermögen des Bodens am besten ausgenutzt wird, da das Wurzelsystem der einzelnen Holzarten in verschiedene Tiefe reicht und daher die Wurzelkonkurrenz in Mischbeständen geringer ist als in reinen. Derartige Mischbestände sind daher auch dichter und der Seitendruck, dessen die Esche zur frühen Astreinigung und damit zur Erhöhung der Qualität des Holzes bedarf, ist vorhanden. Die bis zum Boden dringende geringe Lichtmenge und der gedämpfte Wind gewährleisten eine für die Stickstoffbildung gleichmässige Bodenfeuchtigkeit und begünstigen die Humifizierung der aus dem vorhergehenden Jahre herrührenden Streu. Ausserdem wird das Gras aus der Bodenvegetation ausgemerzt, so dass die natürliche Verjüngung der Esche unter Schirm vorsichgehen kann, soweit die Wärme- und Niederschlagsverhältnisse ausreichen, wie es in der Küstenzone des südwestlichen Finnland und auf Åland der Fall ist. Weiter nach Norden wird das Klima zu ungünstig, der Boden zu feucht und die Rohhumusbildung der Nadelhölzer macht den Boden zu sauer, da die an sich schon saure Reaktion des Bodens nicht durch Kalkeinschlag gemindert wird.

Im übrigen kommt die Esche auf *Humusboden* in geringerem Grade vor und nur im Jugendstadium der Esche dürfte die Humusschicht in bezug auf die Ernährung entscheidend sein. In späteren Stadien der Entwicklung der Esche sind die Wurzeln in die tiefer unter dem Humus liegenden Schichten gewachsen, welche den Rhythmus im Zuwachsverlauf der Esche stark beeinflussen.

Oft ist die Esche an trockenen Stellen in der Nähe von Anbauflächen angepflanzt, wo die Wurzeln in die Kulturböden eindringen. Der Zuwachs kann unter solchen Umständen gut sein, denn die Humusschicht hat eine ungewöhnlich grosse Wasserkapazität und schützt das kapillare Wasser vor Austrocknung.

Meine Untersuchungen über die Wasserkapazität der hier angeführten Bodentypen ergaben für die absolute Wasserkapazität folgende Vergleichszahlen: Sand 1; Lehm 1.85; Humus 2.07.

Die Proben sind von der *Fraxinus*-Lokalität bei Tvärminne (S. 153) genommen.

Tabelle 27. Das Wassersteigvermögen der Bodenarten bei Tvärminne.

Steigzeit in Stunden	Höhe im Sand- boden in cm	Höhe im Humus in cm
18	13.2	32.3
28	13.3	35.0
48	13.3	38.3
72	13.3	43.0
96	13.3	41.3

Im Sandboden hatte das Wasser in etwa 18—19 Stunden seine höchste Steighöhe von 13.3 cm erreicht, im Humusboden dagegen erst nach 72 Stunden 43.0 cm.

Das Steighöhenverhältnis war also Sand : Humus = 1 : 2.34.

Im Zusammenhang mit der physikalischen und chemischen Zusammensetzung der verschiedenen Böden sei hier auch die Bodenfrostbildung in verschiedener Tiefe erwähnt, die von der Kälte, der Dicke der Pflanzendecke und der Schneehöhe abhängig ist. Im Winter bildet die reiche Blattstreu der Esche eine schützende Decke, so dass der Frost nicht tiefer in den Boden eindringt. Da ausserdem im Frühjahr die Sonnenstrahlen bis zum Boden dringen, werden die Wurzeln rascher der abkühlenden Einwirkung des Frostes entzogen, so dass sie sich früh genug durch vermehrten Wurzelzuwachs rüsten können für den grossen Anspruch an Nahrung während der Ausbildung des Laubwerks und für den Wassertransport, der durch die grossen Frühholzgefässe nach den lebhaft transpirierenden jungen dünnen und mit vielen Spaltöffnungen versehenen Blättern geht.

D. Die Durchlüftung des Bodens.

Mit der Durchlüftung des Bodens hängt das Vorkommen von Sauerstoff und Kohlensäure zusammen, die meist in umgekehrtem Verhältnis einander ersetzen.

Nicht nur die Wurzel von *Fraxinus excelsior* meidet sauerstoffarme Böden, sondern auch die Bakterien, vor allem die aeroben Nitratbakterien, sterben

ab und die Nitrifizierung neuer Pflanzennährstoffe wird eingestellt. Im Zusammenhang damit steht eine steigende H-Ionenkonzentration. Die Durchlüftung des Substrats mittels fließenden Grundwassers und funikulären Kapillarwassers ist daher für die Esche ein wichtiger Standortsfaktor. *In Übereinstimmung damit wählt Fraxinus excelsior in den humiden Verbreitungsgebieten gut geeignete Gehängeböden, wo die Beweglichkeit des Wassers die Sauerstoffzufuhr sicherstellt.* Einige typische Standorte seien im folgenden gemustert. Die relative Diffusionsgeschwindigkeit des Bodens beim Austausch von Gasen wird hier durch die Exposition und den Neigungsgrad gegen die Horizontalebene beeinflusst. Die Feuchtigkeitsverhältnisse machen sich in verschiedenem Grade geltend.

Die Esche auf versumpften Böden.

Das aus lockeren Böden sinkende Wasser sammelt sich in Vertiefungen und kann hier zu Versumpfung führen. LUNDEGÅRDH (1925, S. 159) weist darauf hin, dass *Dryopteris thelypteris* auf Väderö in der schwedischen Provinz Halland am Rande von Erlensumpfböden wächst und in dem Masse, wie der Boden im Sommer austrocknet, sich zentripetal ausbreitet. Ebenso dringt *Oenanthe aquatica* in trockenen Jahren massenhaft auf die ausgetrockneten Sumpfböden vor, verschwindet aber in feuchten Jahren dort ganz. *Fraxinus excelsior* vermag sich als mehrjähriger Baum nicht so leicht wie die oben genannten Pflanzen den Veränderungen des Grundwasserstandes anzupassen. Bei steigendem Grundwasserstand tritt mangelhafte Durchlüftung des Bodens ein. Zum Teil kann die Esche mit ihrer grossen Plastizität diese Schwierigkeiten dadurch überwinden, dass ihre Wurzeln auf feuchtem Boden schwächer ausgebildet sind. Im allgemeinen ist die erste Längenzuwachsperiode jedoch kürzer.

Die oben erwähnte Plastizität habe ich in Finnland beim Dorfe Sattula im Kirchspiel Hattula, in Sibbo, beim Dorfe Torp in Eckerö, bei Svartsmara in Finström und an mehreren Stellen auf Seeland, Dänemark, untersucht.

1. Die Eschenlokalität bei Sattula (Kirchspiel Hattula, in Südfinnland). Die Eschenlokalität in Sattula liegt 125 m ü. d. M. und 44 m über dem See Lehijärvi 1 km SW vom Dorf auf dem nördlichen, mit Wald bestandenen Abhang eines 160 m hohen Hügels in der Nähe von Ackerland. Die Ackerfläche liegt 120 m hoch in einer Talsenke um einen kleinen Bach, der in den See Lehijärvi mündet. Manche Umstände sprechen dafür, dass die ganze Senke eine Eschenlokalität gewesen ist, wo die Esche vom Ackerbau an das blockreiche, für den Anbau weniger geeignete Gehänge zurückgedrängt worden ist. Auf der ca. 5° geneigten Fläche waren die Zwischenräume zwischen den Steinen mit Laubstreu ausgefüllt. Die Versumpfung war soweit fortgeschritten, dass nur die Büten oberhalb des Sickerwassers lagen, während die Zwischenräume mit Wasser bedeckt waren. Das steinige Gelände gestattete nur ein Bohren bis in 40 cm Tiefe. Der Felsgrund

besteht hier aus kalkhaltigem Uralitporphyr (LINKOLA, 1934 a). Der Boden ist nass; der Aziditätsgrad 6.1 (8. VIII. 1935) in allen Schichten bis in eine Tiefe von 40 cm (nach LINKOLA, 1934 a, ebenso an der Oberfläche die Zahlen 6.0, 6.1 und 6.4). Am Ackerrand bestand der tiefere Boden aus Sand. Die Versumpfung hatte somit die mesophilen Pflanzen auf die Büten und einzelne Trockenstellen gedrängt, während in den niedrigeren Zwischenräumen Sumpfpflanzen wuchsen. Die Esche hatte hier nur ein begrenztes Wurzelgebiet auf den Büten und infolgedessen nur ein kleines Wurzelwerk. Die Krone war besser entwickelt, aber der Baum nur 6—7 m hoch, mit einem Stammdurchmesser von 4—5 cm. Die Jahresringe waren unbedeutend, kaum 1 mm. Die umgebende Baumvegetation bot Schutz vor Wind. Die Esche wies wegen mangelhafter Durchlüftung infolge hohen Grundwasserstandes nur ein Minimum an Zuwachs auf und erhob sich nicht über das gemeinsame Kronendach der umgebenden Bäume. *Picea abies*, *Acer platanoides*, *Alnus glutinosa*, *Tilia cordata*, *Corylus avellana*, *Rhamnus frangula*, *Ribes alpinum* gaben Schatten und infolge der Untervegetation von *Equisetum silvaticum* in deckendem Grad sowie der Krautvegetation behielt der Boden und die umgebende Luftschicht eine hohe Feuchtigkeit.

Tabelle 28. Einige Kräuter der abgeweideten Eschenlokalität in Sattula.

Pflanzenart	Deckungsgrad	Chromosomenzahl, n-Zahl	Diploid	Polyploid	Pflanzenart	Deckungsgrad	Chromosomenzahl, n-Zahl	Diploid	Polyploid
<i>Luzula multiflora</i>	1	9	d		<i>Potentilla erecta</i>	1	—		
<i>Agropyron repens</i>	2	21		p	<i>Filipendula ulmaria</i> ..	7	—		
<i>Agrostis canina</i>	2	—			<i>Rubus saxatilis</i>	2	—		
<i>Deschampsia caespit.</i> ..	2	14		p	<i>Vicia sepium</i>	1	7	d	
<i>Convallaria majalis</i> ..	2	18 (19)		p	<i>Viola riviniana</i>	3	20		p
<i>Caltha palustris</i>	4	16, (28, 29, 30)		p	<i>Vaccinium myrtillus</i> ..	4	—		
<i>Anemone hepatica</i>	4	7	d		<i>Galium palustre</i>	3	12, ca. 33, 48		
<i>A. nemorosa</i>	4	16		p	<i>Prunella vulgaris</i>	2	16		p
<i>Geranium silvaticum</i> ..	3	—			<i>Lactuca muralis</i>	2	9	d	
<i>Geum rivale</i>	2	21		p	<i>Cirsium heterophyllum</i>	1	—		
<i>Fragaria vesca</i>	2	7	d						

Insgesamt d : p = 5 : 8

Fraxinus excelsior befand sich hier in einem Stadium des Unterganges und zwar infolge zu grosser Wasserzufuhr und zu geringer Durchlüftung. Nur der weiter abwärts ausgehobene Graben gegen den Acker sog einen Teil des oberflächlichen Wassers auf. Auf der Nordseite des Abhanges entwickelte die Esche früh ihre Schattenblattknospen. Der naheliegende See Lehijärvi mit seinem nach Mitteilung von Ortsangesessenen 5—18 m tiefen Wasser übte im Frühjahr und Herbst einen klimatologisch dämpfenden Einfluss aus, so dass

Frostschäden (wie bei Eskeli und Kuoppala bei dem schmalen flachen Sumpf zwischen den Dörfern Anianpelto und Kopsuo 5 km östlich vom Vääksy-Kanal) nicht nachgewiesen werden konnten. Da der Boden heute stark abgeweidet, zertreten und infolge reichlicher Niederschläge überschwemmt ist, scheinen die Wuchsverhältnisse der Esche nicht mehr so günstig zu sein, wie LINKOLA (1934 a) angibt. *Die Eschenlokalität wird Weide* (= I. Untergangsstadium der Esche).

Tabelle 29. Bodenart und pH-Werte auf Löparö (am 12. VIII. 1932).

Stelle	Bodenart	Tiefe in cm	pH-Wert
1 a) Stelle in der Mitte des Tales an der Wurzel einer 35-jäh- rigen Esche	Humus	0—10	6.4
	»	10—20	6.3
	Sand, Humus	20—30	6.3
	Sand	30—40	6.4
	Lehm	40—50	6.4
	»	50—60	6.4
	»	60—70	6.4
	Felsgrund		
1 b) Stelle wie die vorhergehende (Kontrollprobe)	Humus	0—10	6.4
	»	10—20	6.3
	Sand, Humus	20—30	6.4
	Sand, Lehm	30—40	6.4
	» »	40—50	6.4
	Lehm	50—60	6.4
	»	60—70	6.4
	»	70—80	6.4
	Felsgrund		
2) Eschenstelle am Rande einer Senke mit <i>Iris pseudacorus</i>	Dy	0—10	6.2
	Humus, Sand	10—20	6.2
	Sand	20—30	6.2
	»	30—40	6.2
	»	40—50	6.4
	Lehm	50—60	6.4
	Ackerlehm	60—70	6.3
3) Stelle an der Wurzel einer 78-jährigen Esche, Durchmesser 28 cm	Humus	0—10	6.4
	Humus, Sand	10—20	6.4
	Felsgrund		

2. *Löparö* (Sibbo, Südfinnland). Der Schärenhof östlich von Helsingfors besteht aus Felseninseln mit Ufern aus Felsen, Geröll oder Sand. Die Vegetation ist Kiefernwald, am Meeresufer Erlen, Birken, vereinzelte Ebereschen, Traubenkirschensträucher und Weiden mit *Phragmites communis* und *Typhoides arundinacea* in geschützten Buchten. Diese Inseln bieten somit der Esche nur wenige geeignete Standorte. Eine Ausnahme bildet *Löparö*. Eine schmale Kalkader zieht sich hier parallel zum S-Strand hin und ist stellenweise nahe am Hochwasserrand sichtbar. Kalksteine finden sich im Ufergeröll. Etwa 50 m vom Strande entfernt verläuft eine trogförmige Senke mit 5° W-Bodengefälle durch das Waldgelände. Von den Felsen herabströmendes Wasser hält das Substrat mitten im Tale feucht, teilweise sogar nass. An der westlichen Seite der Senke liegen moosbewachsene Steinblöcke (bei Salzsäurebehandlung aufbrausend). Das Querprofil des Tales zeigt Felsgrund mit 70 cm Boden, zuunterst 30 cm Lehm, darüber 20 cm sandhaltiger Boden und zuoberst 20 cm Humus. Nach den Seiten zu findet sich nur Sand mit 10 cm Humus.

Die Eschenlokalität war durch die Felsen und durch die übrige Baumvegetation vor Wind geschützt. Die einzelnen Eschenindividuen wurden dagegen durch die verschiedenartigen Feuchtigkeitsverhältnisse des Bodens und die dadurch veranlasste verschiedene Durchlüftung beeinflusst.

Dieser Eschenstandort hatte folgenden Charakter (s. Tab. 29 u. 30).

Stelle 1. Ca. 35-jährige Esche, Durchmesser 7 cm einschliesslich Rinde. Die Jahresringe waren zunächst klein, dann wurden sie 1.5 mm stark, nahmen aber wieder bis auf 1 mm ab. Die Wuchsform zeigte den gewöhnlichen schlanken Habitus. Zahlreiche Eschenschösslinge standen ringsumher. Sie waren jedoch zu klein, um mit dem Zuwachsbohrer untersucht werden zu können, zeigten aber kaum 0.5 mm dicke Jahresringe. Die Wuchsstelle war nass.

Stelle 2. Ca. 34-jährige Esche, Durchmesser 11 cm einschliesslich Rinde. Die Jahresringe waren in den ersten 15 Jahren fast 2 mm, dann kaum 1 mm stark, die Wuchsform schlank, astfrei; 10 m hohe Waldesche. In der Nähe einige Schösslinge. Die Wuchsstelle war nass.

Stelle 3. Ca. 78-jährige Esche, der Durchmesser 28 cm einschliesslich Rinde, gleichmässiger Zuwachs mit ca. 1.8 mm dicken Jahresringen. Die Wuchsstelle war feucht, nicht nass.

Die Eschenlokalität auf *Löparö* war sehr feucht und mitten am Tage herrschte unter dem Kronengewölbe solche Dämmerung, dass keine photographischen Aufnahmen gemacht werden konnten. Die Eschenblätter wiesen hier nur sieben Blättchen und nur eine Schicht von Palisadenzellen auf, die viermal so lang wie breit waren. Die Blätter waren im allgemeinen nicht durch Insekten beschädigt. Die Jahrestriebe hatten eine Länge von 4–5 cm. Die an den Stellen 1, 2 und 3 wachsenden Eschen lebten unter den gleichen äusseren Milieufaktoren, *nur die Durchlüftung des Bodens war verschieden*. Die Jahresringe waren schmal und ungleichmässig. Es ist nicht anzunehmen, dass die Eschen wegen der geringen Bodentiefe an dieser Stelle (1 und 2) einen so geringen Zuwachs hatten. Vielmehr muss die schwache Durchlüftung der nassen Böden den geringen Zuwachs an Stelle 1 und 2 verursacht haben, denn

Tabelle 30. Die Vegetation auf dem Eschenstandort auf Ljöparö.

Pflanzenart	Deckungsgrad	Chromosomen- zahl, n-Zahl	Diploid Polyloid	Pflanzenart	Deckungsgrad	Chromosomen- zahl, n-Zahl	Diploid Polyloid
<i>Picea abies</i> , vereinz.		—		<i>Daphne mezereum</i> ..	2	—	
<i>Betula verrucosa</i> ..		14	d	<i>Ranunculus acris</i> ..	1	7, 14	
<i>Alnus glutinosa</i>		14	d	<i>Anemone hepatica</i> ..	6	7	d
<i>Sorbus aucuparia</i> ..		17	d	<i>A. nemorosa</i>	3	16	p
<i>Salix caprea</i> , Büsche		19	d	<i>Potentilla erecta</i> ..	1	—	
<i>Rhamnus frangula</i> ..		—		<i>Geum rivale</i>	3	21	p
<i>Viburnum opulus</i> ..		9	d	<i>Filipendula ulmaria</i>	5	—	
In nassen Senken				<i>Rubus saxatilis</i>	2	—	
wuchsen				<i>Fragaria vesca</i>	2	7	d
<i>Salix</i> sp.		—		<i>Lathyrus vernus</i> ..	2	7	d
<i>Carex vesicaria</i>	2	41	p	<i>Vicia sepium</i>	3	7	d
<i>Iris pseudacorus</i> ..	3	12, 17		<i>Oxalis acetosella</i> ..	5	11—12	p
<i>Caltha palustris</i>	3	16, (28, 29, 30)	p	<i>Viola riviniana</i>	2	20	p
<i>Comarum palustre</i> ..	2	—		<i>Angelica silvestris</i> ..	1	11	d
Auf den Büten der				<i>Vaccin. vitis idaea</i> ..	2	12	d
feuchten Ränder				<i>V. myrtillus</i>	2	—	
fanden sich				<i>Trientalis europaea</i> .	1	—	
<i>Phegopteris dryopt.</i>	2	—		<i>Pyrola rotundifolia</i> .	2	23	d
<i>Lycopodium selago</i> ..	2	—		<i>P. minor</i>	2	23	d
<i>Agropyron repens</i> ..	2	21	p	<i>Hypericum maculat.</i>	3	8	d
<i>Deschampsia caespit.</i>	4	14	p	<i>Prunella vulgaris</i> ..	4	16	p
<i>Melica nutans</i>	2	9	d	<i>Veronica chamaedr.</i>	2	—	
<i>Majanthemum bifol.</i>	1	14	p	<i>V. officinalis</i>	2	16 (18)	p
<i>Paris quadrifolia</i> ..	1	10?	p	<i>Melampyrum prat</i> ...	3	9	d
<i>Listera ovata</i>	1	17, 18, $\frac{35}{2}$		<i>Lonicera</i> sp.	1	—	
<i>Orchis maculata</i>	1	10	d	Insgesamt d : p = 17 : 12			

an beiden zeigten die Eschen in einem späteren Zuwachsstadium kleine Jahresringe von kaum 1 mm Stärke, während diese fast doppelt so stark an Stelle 3 war, wo die Durchlüftung besser, aber der Boden ebenso flachgründig war wie an Stelle 1 und 2. In Anbetracht der Bodenverhältnisse muss diese Verminderung des Zuwachses eingetreten sein zu einem Zeitpunkt, wo die Wurzel in dem mangelhaft durchlüfteten Boden keine Zuwachsmöglichkeit mehr fand.

Eine Strecke weiter in der Senke fanden sich vier von einer Stubbe ausgehende Eschenstämme, ca. 14 m hoch, von der Stubbe schwach nach aussen geneigt. Die Stämme hatten einschliesslich der Rinde einen Durchmesser von

30—40 cm. Der dickste Stamm hatte Jahresringe von 4.21 mm Dicke, d. h. 17.1 cm in 40 Jahren. Auf dem zum Meere abfallenden Felsgrund wurden Sickerwasser und Nährstoffe aus der oben beschriebenen Senke dieser Stelle zugeführt, so dass der Boden während der ganzen Vegetationsperiode feucht war. Daher waren die Jahresringe hier wegen der guten Durchlüftung des Bodens verhältnismässig gross.

Noch deutlicher machte sich die unzureichenden Durchlüftung auf dem Eschenstandort bei Torp (Eckerö, Åland) geltend. (Tab. 31.)

3. *Torp* (Eckerö, Åland). Die Eschenlokalität bei Torp ist ein Erlenmoor, 5.5 km südlich von Storby. Das Erlenmoor umfasst eine Fläche von ca. 2 ha mit urbar gemachtem Grasland im Süden und Torfboden und Wasseransammlungen im Norden. Im Gegensatz zur Eschenlokalität Sattula findet sich hier nur eine fast flache Senke mit schwachem Abfluss nach Süden. Ein kleiner Graben leitet das stehende Grundwasser ab. Der Untergrund besteht aus Kalkmoräne.

Die Bodenproben wurden längs Profilen in nordsüdlicher und ostwestlicher Richtung genommen. Das in nordsüdlicher Richtung verlaufende Profil von 150 m Länge zeigt, in welchem Grade die zerstreuten Eschen auf mangelnde Durchlüftung reagieren und zwar mit Beachtung des Umstandes, dass das Grundwasser im Moorboden im Norden zwischen den Bülden bis an die Bodenoberfläche stieg, während das Grundwasser des Bodens im Süden nach dem Grasland zu durch Entwässerung bis in eine Tiefe von 1.25 m gesenkt worden war.

Eschenstelle 1. Moorboden an der nassesten Stelle mit grossen Bülden und dazwischen liegenden offenen Wasseransammlungen. Selbst in der trockensten Zeit des Jahres (15. VII. 1932) musste man beim Überqueren des Moores von Bülte zu Bülte springen. Der Erdbohrer erreichte hier nicht den festen Moränenboden, sondern die Bodenproben bestanden in den unteren Schichten aus nassem Torf. Die Bodenproben ergaben am 14. VII. 1932, dass die Azidität des Bodens im basalen, vom Grundwasser bedeckten Teil der Bülte (50—60 cm unterhalb der flachen Oberfläche) am grössten (6.1) war. Dann verminderte sich die Azidität sowohl nach oben zu (an der oberen Fläche des Bodens pH 6.5) als auch nach unten gegen den kalkhaltigen Grund hin (pH 6.5 in 70 cm Tiefe).

Infolge des hohen Wasserstandes waren die Eschen klein und liessen sich mit der Wurzel wie auch mit der ganzen Wurzelbülte fast ähnlich wie die Esche auf der Lokalität in Sattula umlegen.

Die Höhe einer solchen Esche betrug 4 m, der Durchmesser 4 cm; die Jahresringe waren fast unmerklich, 7 von ihnen betrugen 5 mm. Die Birken und Kiefern ringsumher hatten dasselbe kümmerliche Aussehen, nur *Menyanthes trifoliata* wucherte in den Schlenken zwischen den Bülden.

Eschenstelle 2 in ungefähr 100 m Entfernung von der vorhergehenden Eschenstelle 1, südlich von dieser auf trockenerem Boden. Die Humifizierung des Torfes war hier rascher fortgeschritten und die Torfschicht hatte eine Tiefe von nur 0—30 cm. Von 30—40 cm an abwärts war der Torf mit Sand gemischt; tiefer, von 40 cm an, fand sich hauptsächlich nur kalkhaltige Moräne bis in unbekannte Tiefe. Ein scharf abgesetztes Grundwasserniveau war nicht vorhanden. Aber der Boden war feucht. Die Holzproduktion war hier (bei einem 39-jährigen Eschenindividuum mit 11 cm Durchmesser) auf die durch die Entwässerung verbesserten Bodenverhältnisse zurückzuführen. Die ersten 27 Jahre zeigten

Tabelle 31. Die Vegetation auf der Eschenlokalität bei Torp, Eckerö (Åland).

Pflanzenart	Deckungsgrad	Chromosomen- zahl, n-Zahl	Diploid Polyploid	Pflanzenart	Deckungsgrad	Chromosomen- zahl, n-Zahl	Diploid Polyploid
<i>Pinus silvestris</i>				<i>Anemone hepatica</i> ..	3	7	d
<i>Picea abies</i>				<i>A. nemorosa</i>	4	16	p
<i>Betula pubescens</i>		28	p	<i>Fragaria vesca</i>	2	7	d
<i>Alnus glutinosa</i>		14	d	<i>Rubus saxatilis</i>	2	—	
<i>Salix cinerea</i>		38	p	<i>R. idaeus</i>	3	7	d
<i>S. pentandra</i>		38	p	<i>Potentilla erecta</i>	3	—	
<i>Sorbus aucuparia</i> ..		17	d	<i>Geum rivale</i>	4	24	p
<i>Rhamnus cathartica</i>		—		<i>Filipendula ulm., stel-</i>			
<i>Viburnum opulus</i> ..		9	d	<i>lenweise</i>	6	—	
<i>Daphne mezereum</i> ..		—		<i>Trifolium pratense</i> ..	3	7	d
<i>Polystichum spinulos.</i>	2	—		<i>Oxalis acetosella</i>	3	11—12	p
<i>Pteris aquilina</i>	3	—		<i>Menyanthes trif., flek-</i>			
<i>Equisetum pratense</i> ..	3	—		<i>kenweise</i>	5	—	
<i>Carex flava</i>	3	35	p	<i>Trientalis europaea</i> ..	3	—	
<i>C. glauca</i>	3	38	p	<i>Pyrola rotundifolia</i> ..	3	23	d
<i>Deschampsia caespit.</i>	4	14	p	<i>Vaccinium myrtillus</i> .	3	—	
<i>Poa nemoralis</i>	3	14, 21, 28	p	<i>V. vitis idaea</i>	3	12	d
<i>P. pratensis</i>	3	14, 28, 35	p	<i>Veronica</i> sp.		—	
<i>Festuca rubra</i>	2	21, 28	p	<i>Prunella vulgaris</i>	3	16	p
<i>Melica nutans</i>	2	9	d	<i>Linnaea borealis</i>	2	—	
<i>Anthoxanthum odor.</i>	3	10	p	<i>Galium boreale</i>	3	22, 33	p
<i>Majanthemum bifol.</i> ..	3	14	p	<i>Hieracium rigidum</i> ..	2	—	
<i>Paris quadrifolia</i>	2	10?	p	<i>Tussilago farfara</i>	1	—	
<i>Orchis maculata</i>	2	10	d	<i>Cirsium palustre</i>	3	17	d
<i>Cerastium caespitos.</i> .	1	ca. 55	p	Insgesamt d : p = 12 : 19			
<i>Caltha palustris</i>	2	16, (28, 29, 30)	p				

langsames Wachstum mit ca. 1 mm starken Jahresringen; die folgenden Jahre wiesen dagegen Jahresringe von 2 mm auf und zwar, nachdem der Boden durch Entwässerung einen besseren Durchlüftungszustand erhalten hatte.

Eschenstelle 3. 50 m südlich von der vorhergehenden am Rande des Graslandes auf trockenerem Boden. Das Grundwasserniveau lag 1.25 m unter der Oberfläche. Der Torf war hier noch mehr humifiziert bis in eine Tiefe von 50 cm; von 50—60 cm an war er mit Moräne vermischt. Ein Eschenindividuum war 32 Jahre alt, der Diameter 16 cm, die Jahresringe durchgehends gleichmässig, 3 mm stark.

Die Untersuchung zeigte, dass dort (Eschenstelle 3), wo der Boden infolge Entwässerung trocken war, kein Sprung im Wachstum vorkam. Dagegen wies z. B. eine ältere Esche, die abgesägt war, 42 Jahresringe auf, deren Dicke den

Einfluss der Entwässerung deutlich zeigte. Die Eschenstubbe, 8 m vom Graben entfernt, zeigte in den ersten 15 Jahren kaum unterscheidbare Jahresringe (ebenso wie die Esche an der Stelle 1 am Rande des feuchten Teiles des Sumpfbodens). Vom 15.—20. Jahre rimmt das Wachstum zu und zeigt Jahresringe von 2—3 mm, vom 20.—42. Jahre sind die Jahresringe 6 mm dick. Das zunehmende Wachstum in den letzten 27 Jahren fällt mit der Entwässerung der Stelle zusammen (wobei die Jahresringe von 2—3 mm bis zu 6 mm Dicke zunehmen). Die Eschen waren hier in der Nähe der Grasflächen gut gewachsen und schlank. Die Entwässerung hatte die Humifizierung beschleunigt, so dass Moränenboden schon in 70 cm Tiefe zu finden war. Weder Frost- noch Insektenschäden waren festzustellen. Zahlreiche, $\frac{1}{2}$ m hohe Eschen-schösslinge und Keimpflanzen wuchsen in 0.5—1 m Abstand aus der *Filipendula ulmaria*-Assoziation hervor. Die Artenzahl der Krautpflanzen war geringer, wahrscheinlich wegen der Abgeschlossenerheit der Wuchsstelle im Walde. Die Fichte war stellenweise in den aus Eschen und Birken bestehenden Mischbestand eingedrungen.

Die Zunahme des Stammzuwachses geht hier also in voller Parallelität mit der Verbesserung der Durchlüftung des Bodens bei gesenktem Grundwasserstand vor sich (Abb. 14).

4. *Storskov* (Seeland, Dänemark). Die Eschenlokalität lag in einer hufeisenförmigen Senke zwischen zwei trockenen Osen mit Buchenwald auf dem äusseren Os und Birken auf dem innern, letzterer die Senke nur 10 m überragend. Die Lokalität zerfällt in einen a) nördlichen und b) südlichen Teil.

a) Der nördliche Teil hat eine Breite von ca. 40 m; der Boden ist flach und sumpfig, so dass Wasserschenken dunkle Flecken in der Vegetation bilden.

Am Grunde dieses Sumpfes bestand der Boden aus Torf bis zu 80 cm Mächtigkeit mit darunterliegender sandiger Moräne. An der Oberfläche war der pH-Wert 5.9, bei 10—30 cm 5.7 und dann wieder mit zunehmender Tiefe bei 70—80 cm 6.1.

Eschen fanden sich in einigen Exemplaren in einer Höhe von ca. 9 m, aber die Kronen waren dürr, nur die unteren und mittleren Partien waren dünn belaubt.

Die Untervegetation dieser etwa 1 a umfassenden Fläche bestand aus typischen Moorpflanzen:

<i>Athyrium filix femina</i> ...	7 Büten	<i>Ranunculus repens</i>	9 Exx.
<i>Alisma plantago</i>	1 Ex.	<i>Veronica beccabunga</i>	3 »
<i>Deschampsia caespitosa</i>	2—3 Exx.	<i>Cirsium palustre</i>	3 »
<i>Carex</i> sp.	1 Bülte		

Im östlichen Randgebiet um die genannte Versumpfstelle wurde der Torfboden dünner, nur 0—60 cm stark, mit einem pH-Wert von 5.8—6.5, darunter fand sich lehmhaltige Moräne mit einem pH-Wert von 6.5—6.6. Im westlichen Randgebiet war der Torf von 0—40 cm mit Sand gemischt und hatte den pH-Wert 6.1—5.9, darunter lag lehmartige Moräne von 40—70 cm, mit einem pH-Wert von 6.3—6.4 (30. VII. 1933). In diesen Randgebieten wuchsen einzelne

Exx. von *Fraxinus excelsior*, *Picea abies* und *Alnus glutinosa*. Die Untervegetation bestand aus *Athyrium filix femina* (Deckungsgrad teilweise 10), *Urtica dioeca* (teilweise 10) und ausserdem Beimischung von *Calamagrostis purpurea* (5), *Rubus idaeus* (stellenweise 8), *Stachys silvatica* (stellenweise 7) und *Cirsium palustre* (stellenweise 3).

Osaufwärts trat ein scharfes Steigen im Gelände ein, so dass die Eschenvegetation durch dichte Buchenbestände ersetzt wurde. Die Zuwachsproben zeigten bei der Esche bis zum 27. Jahre rasches Wachstum, im Alter von 28.—37. Jahren schwächeres und vom 38.—50. Jahre schwaches (0.5 mm jährlich). Auch hier hatte die Esche im Alter von 37 Jahren ihre durch den 70 cm hohen Grundwasserstand bestimmte Entwicklungsgrenze erreicht.

b) Der südliche Teil, 300 m von der vorhergehenden Stelle entfernt, erhielt vom nördlichen Teil (a) Abflusswasser; der Grundwasserstand war aber durch einen Abflussgraben bis zu 30 cm unter dem Boden gesenkt worden; nach den Seiten zu stieg der Boden zuerst flach, dann steiler an.

Der Torf an der Oberfläche in 0—40 cm Tiefe hatte den abwärts zunehmenden pH-Wert 6.0—6.4, der in 40—70 cm Tiefe darunterliegende Lehm zeigte den pH-Wert 6.4—6.5. Der Grundwasserstand lag um die Eschenwurzeln bei 90 cm. Eine gute Durchlüftung war vorhanden.¹ Mit steigendem Wassergehalt des Bodens wurde der freie Luftraum dagegen vermindert und der Diffusionswiderstand um so grösser.

Die jungen schlanken Eschenstämme mit einem Durchmesser von 16 cm hatten Jahresringe von 3.4 mm. Das Holz war astfrei, glänzend weiss und fest. Eine Verminderung des Zuwachses auf Grund steigenden Wasserstandes und infolgedessen schwächerer Durchlüftung war für die nächsten Jahre nicht zu erwarten.

Dieser zuletzt behandelte Teil (b) lag zwischen niedrigeren Osen aus Kalkmoräne. Daher war der Abfluss nicht so stark und die Esche ging infolgedessen ohne scharfe Grenze wie bei der Stelle a am Oshang höher hinauf.

Zusammenfassung (Durchlüftung des Bodens). Meine Untersuchungen zeigen, dass ein Wassergehalt von ca. 25—30 % in sandhaltigem Humus und horizontalem Gelände für die Durchlüftung des Bodens und damit auch für *Fraxinus excelsior* optimal ist. An einem Abhang mit fliessendem Wasser kann der Wassergehalt höher sein. Die Korngrösse der Bodenbestandteile und der Neigungswinkel der Bodenoberfläche fördern in hohem Grade den Transport von Sauerstoff durch das Niederschlagswasser in verschiedene Bodenschichten, wenn nur der Niederschlag an der betreffenden Stelle gross genug ist.

¹ Die für die Experimente verwandten Eschenschösslinge in der Gegend von Helsingfors im Sommer 1935 verfügten über einen humushaltigen, etwas sandigen Boden mit einem Wassergehalt von 50 % im Frühjahr beim Austreiben der Knospen. Im Laufe des Sommers sank dieser auf ca. 25—30 %.

Die geneigten Flächen boten auch an den Eschenstandorten bei Pähkinä-mäki (Valkjärvi, auf der Karelischen Landenge) infolge des Neigungswinkels 20—30° auf Moränen- und Sandboden einen ziemlich gut geeigneten Standort für *Fraxinus excelsior* mit gleichmässigen Jahresringen von 3—4 mm an der äussersten nordöstlichen Grenze des Verbreitungsgebietes von *Fraxinus excelsior*.

Auf den untersuchten Standorten bei Sattula, Löparö und Torp (Eschenstelle 1) in Finnland sowie im Storskov in Dänemark wurde die Luft durch steigendes Grundwasser aus dem Boden in immer höhere Schichten nahe der Erdoberfläche getrieben, in Sattula verursacht durch Felsen und Felsblöcke, auf Löparö durch den Felsgrund, bei Torp durch teilweise im Moorboden zurückgehaltenes Wasser. Daher waren entsprechend der schwachen Durchlüftung die Jahresringe klein. Der Neigungswinkel war nur in Torp und auf Löparö unvorteilhaft, an den übrigen Stellen war die nötige Zirkulation des Wassers vorhanden, das Sauerstoff von der Oberfläche mitführte. Daher wies die Esche auch auf diesen nassen Böden mässige Jahresringe auf.

E. Der Nahrungsfaktor.

Auf den ersten Blick scheint die Esche in bezug auf ihre Standortsansprüche ziemlich launisch zu sein. Nicht selten wächst sie auf Böden, auf denen man sie kaum erwarten sollte. Andererseits kann man feststellen, dass Eschenkulturen auf Böden schlecht ausfallen, wo sie eigentlich gute Voraussetzungen besitzen sollten. Eine nähere Untersuchung der Verhältnisse zeigt, welcher oder welche Faktoren bei der Anpflanzung übersehen worden sind. Sauren Torfboden sowie trockenen Sand verträgt die Esche nicht. Da auf flachen Böden leicht Azidität eintritt, hat sie in ihrem Verbreitungsgebiet in Europa ein starkes Kalkbedürfnis auf solchen Böden.

Auf kalkhaltigem Boden sind nach BURGER (1930) die Holzarten im allgemeinen reicher an Aschenbestandteilen und ausserdem kalkreicher als auf kalkarmem Substrat. Dies stimmt in der Hauptsache mit meinen Ergebnissen überein, wenn auch Abweichungen vorkommen.

Bei meinen Eschenkulturen im Schulgarten in Jakobstad habe ich Samen von Åland verwendet. Auf gleichartigem Boden schienen sich schon am Ende des zweiten Zuwachsjahres in auffallendem Grade 2 *verschieden grosse Eschentypen* unterscheiden zu lassen. Diese werden hier vorläufig *Gross-* und *Kleintypen* der Esche genannt. Nach dem vorliegenden statistischen Material zu urteilen könnte ca. 1/8 der Eschenpflanzen zum Grosstyp gehören. Die meisten von diesen hatten ausserdem ungewöhnlich stark braunfarbige Stämmchen. Physiologisch unterscheiden sich die beiden Typen dadurch, dass sie bei im übrigen anscheinend gleichen Bedingungen verschieden grosse Mengen mineralische Bestandteile, in erster Linie Ca und K enthalten, wie das folgende Schema angibt (Analyse von Stud. N. Herlin):

	% der Trockensubstanz		
	Ca	K	Na
Grosstypen	1.46	0.168	0.112
Kleintypen	0.80	0.099	0.108

Es ist nicht festgestellt worden, wie sich diese *Gross-* und *Kleintypen* der Esche zu den »Kalkeschen» und »Wassereschen» (MÜNCH u. DIETERICH, 1925, S. 129) verhalten.

1. Gelber Blattfarbton. Kalkreichtum ruft nach BURGER schon im Sommer einen etwas gelberen Farbton als auf kalkarmen Böden hervor. Dasselbe scheint bei hohen pH-Werten am Meeresufer der Fall zu sein. Diese Erscheinung bei der Esche habe ich teils auf Åland, teils in Porkkala untersucht. Kalkfliehende Pflanzen weisen auf kalkhaltigem Boden leicht Chlorose auf, eine Erscheinung, die LUNDEGÅRDH (1925, S. 296) damit erklärt, dass das Plasma unter dem Einfluss von Ca für die Fe-Ionen impermeabel werde. Zuviel Ca scheint bei *Fraxinus excelsior* zu derselben Situation (gelbem Farbton) zu führen, denn an den untersuchten Lokalitäten war die Beleuchtung normal.¹ Bei den Exemplaren, die auf stärker ausgewaschenen Böden standen und daher nicht denselben Wurzelkontakt mit den darunterliegenden Schichten der Kalkmoräne hatten, kam keine ausgeprägte Vergilbung im Laubwerk vor. Der Übergang im Boden zu Schichten mit stärkerem Kalkgehalt ist auf Åland ziemlich scharf und die Eschenwurzeln reagieren daher, wenn sie sich diesen Kalkschichten nähern, durch Veränderung in der Zuwachsrichtung. Die ausgegrabenen Wurzeln von den Eschenlokalitäten bei Lillholmen (Lemland) sowie beim Slemmern (Mariehamn) ergaben in dieser Beziehung gleichartige Resultate. Auf Lillholmen waren die Wurzeln nur nach der Seite gewachsen, wo weniger Kalk vorhanden war. Ebenso wichen hier die Wurzeln den stärker kalkhaltigen Schichten in 20 cm Tiefe aus.

2. Die Länge der Zuwachperiode. In der Nähe von Jakobstad finden sich angepflanzte Eschen. Zwei Eschen waren 6 m hoch, geradwüchsig, die dritte 2,5 m hoch, strauchartig. Sie waren 1938 18 Jahre alt. Der Boden (Sand und Humus) war etwas gelockert und mit Kalk gedüngt worden; durch Messung des pH-Wertes wurde die Dosierung des Kalkes

¹ Auf Åland waren kleine Eschen in Finström am Uferhang nahe der Volkshochschule ungewöhnlich gelb in ihrem Laubwerk, ebenso Exemplare auf der Landenge zwischen dem Väst- und dem Östfjärd. Am besten zeigte sich diese Erscheinung bei der kleinen Eschenlokalität im Kirchspiel Kyrklätt (Porkkala, Råfsö), wo die 2 m hohen, nahe am Ufer im Geröll wachsenden Eschen schon am 20. VIII. reichlich einen Monat vor der Entlaubung ein ungewöhnlich gelbes Laubwerk zeigten, während die übrigen 7 weiter aufwärts am Ufer wachsenden Exemplare einen normalen Farbton hatten.

kontrolliert und vermerkt (Tab. 32). Infolge der warmen Herbsttemperaturen auf einem Standort an fließendem Wasser und im Schutze der umgebenden Bäume, vor allem der Fichten, gedeihen die Eschen in dieser nördlichen Lage verhältnismässig gut.

Tabelle 32. Die pH-Werte in der Eschenanpflanzung bei Larsmo in der Nähe von Jakobstad (25. IX. 1932).

Esche	Tiefe im cm	pH-Wert
Nr. 1	0—10	6.5
	10—20	5.8
	20—30	5.5
	30—40	5.9
	40—50	5.7
	50—60	5.9
Nr. 2	0—10	6.5
	10—20	6.3
	20—30	6.1
	30—40	6.1
	40—50	6.1
Nr. 3	0—10	6.5
	10—20	6.1
	20—30	6.1
	30—40	5.9

Die Eschen hatten vergilbende Blätter, die auf Entlaubung hindeuteten.

Esche Nr. 1. Fast ganz grün, mit einer leicht gelblichen Schattierung der Blätter. Die pH-Werte lagen, abgesehen von der Oberflächenschicht 0—10 cm, unter 6.0.

Esche Nr. 2. Ganz helle Blätter, die noch nicht abfielen, selbst nicht beim Schütteln der Krone. Die pH-Werte lagen höher als bei der Esche Nr. 1 am Ufer, d. h. 6.0 und mehr.

Esche Nr. 3. Etwa ein Drittel ganz helle und vergilbte Blätter, die schon abgefallen waren. Die tiefer sitzenden Blätter waren vor den höheren abgefallen, und zwar in der Weise, dass die Blättchen eines nach dem andern vom Basalteil des Blattes aus sich lösten, dann die nackten Blattstiele und Hauptadern. Beim Schütteln der Krone fielen reichlich Blätter zu Boden.

Bei der letztgenannten Esche (Nr. 3) verliefen die Wurzeln nahe der Bodenoberfläche mit höheren pH-Werten. Die reichlichere Kalkdüngung hatte den Boden stärker neutralisiert für die Eschen Nr. 2 und Nr. 3 als für die Esche Nr. 1.

Bei den zwei Individuen Nr. 2 und 3 war die Entlaubung beschleunigt worden. Der Zeitunterschied betrug 9 Tage.

Im Frühjahr geschah das Austreiben der Knospen in umgekehrter Reihenfolge, so dass die am meisten mit Kalk gedüngte Esche zuletzt austrieb; doch betrug der Zeitunterschied nur 4 Tage ($4 + 9$ Tage = 13 Tage).

In diesem Punkt hat die Untersuchung hinsichtlich *Fraxinus excelsior* die von BURGER (1930, S. 97, 99) erwähnte *phänologisch beachtenswerte Erscheinung bestätigt*, dass sich die Holzarten auf kalkhaltigem Boden später als auf kalkarmem belauben und dass die Esche sich im Herbst (infolge ihrer rascheren Wachstumsart?) auf kalkreichem Boden schneller als auf kalkarmem Boden verjährt. Eine Holzart kann nach BURGER (1930) bei gleichem Klima verschieden lange Wachstumsperioden haben, mit einer Differenz bis zu $1\frac{1}{2}$ Monaten. Die Länge der Vegetationszeit ist somit nicht nur eine Klima-, sondern auch eine Nahrungsfrage. Das rasche Wachstum, das die Esche auf kalkhaltigem Boden aufweist, ermöglicht es ihr, in dem kalkreichen nordbaltischen Silurgebiet, in dem an den Küsten milde Herbsttemperatur herrscht, weit nach Norden zu gehen. Aus derselben Ursache dürfte die Esche wohl auch in Anpflanzungen die natürliche Eschengrenze weit nach Norden hin überschreiten, wie die Beispiele aus Jakobstad zeigen.

Wahrscheinlich spielen die Mineralstoffverhältnisse des Bodens auch im übrigen eine Rolle bei der Entlaubung.

3. Die Dimensionen der ober- und unterirdischen Pflanzenteile. Diese werden in weitgehenden Masse durch die *Bodeneigenschaften* beeinflusst. Humus und Lehm wirken fast bei allen Arten günstig, dagegen die stickstoffarmen Bünderschiefer und der Flysch nach BURGER (1930) ungünstig. Der prozentuale Anteil der Wurzel am Gesamtrockengewicht ist auf ungünstigem Boden grösser als auf günstigem. Ihre Wuchsrichtung ist auf den einzelnen Bodenarten verschieden, seitlich bei Humus und abwärts bei Sand.¹ Andere Untersuchungen zeigen, dass die Esche grosse Forderungen in bezug auf die mineralischen Bestandteile des Bodens hat.² Unter diesen Umständen ist es natürlich, dass die Esche auf den

¹ Esche, Spitzahorn und Hainbuche scheinen nach BURGER (1930) im Wachstum stark beeinflusst zu sein durch den Kali- und Phosphorsäuregehalt der Böden.

² RAMANNS und WILLS (1883) chemische Untersuchungen über Mineralstoffgehalt und Bodenansprüche der Akazie und Esche haben gezeigt, dass die Akazie und Esche unter den mitteleuropäischen Holzarten grossen Aschengehalt aufweisen, obschon sie auch auf nährstoffärmeren Böden ihre volle Entwicklung zu erreichen vermögen, da ja die Ausdehnung des Wurzelgebietes und andere Verhältnisse mitspielen.

Wenn auch die Esche an trockenen Stellen leben kann, fordert sie doch, um eine tadellose Form zu erhalten, einen feuchten und an mineralischen Nähr-

Verlandungsböden von Åland sich durch die Verjüngung nach dem Meeresstrande zu bewegt, während sie die ausgewaschenen, höher gelegenen Böden *Pinus silvestris*, *Juniperus communis*, *Populus tremula*, *Sorbus aucuparia* und anderen Holzarten überlässt. Die Annahme, dass die Esche auf trockenen Böden gedeihe, weil sie auf höher gelegenen, trockenerem Ufersaum vorkommt, ist nicht richtig. Dieser Ufersaum ist durch die säkulare Landhebung gehoben worden, nachdem die Esche schon auf ihm Fuss gefasst hatte. Untersucht man die Wuchsverhältnisse der Esche auf einem derartigen Boden, so findet man entweder, dass sie ein ungewöhnlich stark entwickeltes Wurzelsystem hat oder dass sie aus vegetativ erwachsenem Stockausschlag entstanden ist. Die geringe Stärke der Jahresringe spricht in solchen Fällen eine deutliche Sprache.

Eine grosse Rolle bei der Verbesserung des Bodens spielt die übrige Vegetation, die durch ihre humusbildende Streu und durch den Schutz des Bodens die Stoffwechselprozesse im Boden beschleunigt. Einige Beispiele aus Dänemark und Schweden seien hier genannt.

Für Dänemark haben A. OPPERMAN und C. H. BORNEBUSCH (1923—1926) aufschlussreiche Mitteilungen über die Pflege von Eschenbeständen gemacht. Während der Versuche wurde auch eine Reisigbedeckung des Bodens vorgenommen, die für diesen von grossem Nutzen war. Ende November 1920 wurden der 15 cm mächtigen obersten Bodenschicht Proben entnommen, aus jedem Areal 4 Proben, die miteinander vermengt wurden.

Die mit Reisig bedeckten Flächen hatten bessere Zuwachszahlen als diejenigen, die nicht bedeckt waren. Reisigbedeckung und reiche Vegetation verursachten auch eine reichere Humusschicht auf den bedeckten Flächen.

Die Untersuchungen von HESSELMAN (1917) über Bestände edler Laubbäume haben zu den gleichen Ergebnissen geführt. Im Humusboden, der bei diesen Beständen aus Blättern und Pflanzenabfällen besteht, geht eine mehr oder weniger lebhaft Salpeterbildung vor sich. Wo der Bestand geschlossener ist, so dass die Bodenvegetation einen hainartigen Charakter annimmt, ist der Nitratgehalt der Kräuter oft recht bedeutend. Als besonders nitrathaltig erwähnt HESSELMAN die in der Hainflora im Frühjahr blühenden Arten *Pulmonaria officinalis*, *Adoxa moschatellina* wie auch *Geum rivale*, *G. urbanum*, *Melandrium dioecum*, *Filipendula ulmaria*, *Urtica dioeca*, *Rubus idaeus*, *Stachys silvatica*, *Lactuca muralis*, *Viola riviniana*, *V. silvestris*, *Stellaria nemorum* subsp. *glochidosperma*.

Die grosse Mehrzahl dieser Pflanzen ist fast immer auf den besten Standorten der Esche anzutreffen. Teilweise sind sie mannshoch und bedecken den Boden besser als eine Reisigdecke. Mehrere von ihnen sind selten nitratfrei. Dagegen sind andere, beispielsweise *Anemone*-Arten selten nitrathaltig. Wo die Vegetation wiesenartig ist, ist der Gehalt an Nitrat, soweit solches überhaupt vorhanden ist, gering. Die Untersuchungen (HESSELMAN, 1917) haben

stoffreichen Boden, denn sie verbraucht grosse Mengen Kalk, Kali und Phosphorsäure. Obgleich ein grosser Teil dieser Stoffe mit dem fallenden Laub dem Boden wieder zugeführt wird, stellt sie doch ziemlich grosse Ansprüche an den Boden.

jedoch gezeigt, dass auch dort eine Nitrifikation des Bodens vorsichgeht, obgleich die entstandenen Nitrate wegen der an dem hellen Standort herrschenden stärkeren Assimilation rascher verbraucht werden.

4. Die Nährstoffe auf gewissen Stellen in Finnland.

Die Eschenlokalität in Tvärminne. Meine Untersuchungen bei der Zoologischen Station Tvärminne in Südfinnland galten der Eschenlokalität unterhalb des Abhanges des kalkführenden Felsens. Infolge der Neigungsverhältnisse sickert das Wasser über die Kalkader an die Eschenwurzeln. Daher waren die pH-Zahlen *an der Oberfläche* in der Rhizosphäre der Esche hoch (im August 1931 6.8, am 17. August 1936 6.2—6.6).

Versuche mit Eschenblättern auf dieser Eschenlokalität ergaben 1931:

Wasser	56.38 % ¹
Asche	5.71 »
Organische Teile	37.91 »
	<hr/>
	100.00 %

Das Gehölz in Tvärminne ist geschlossen und die Bodenvegetation deckend. Die unter Zuhilfenahme der Diphenylaminreaktion ausgeführten Untersuchungen über den Nitratgehalt der Pflanzen an dieser Stelle ergaben einen positiven Ausschlag für *Filipendula ulmaria*, *Melandrium dioecum*, *Geum rivale* und *G. urbanum*, und zwar in der Weise, dass die Reaktion sich in den inneren, mit üppiger Untervegetation bedeckten Partien des Gehölzes rascher und deutlicher zeigte. Die lebhafte Nitrifikation an der betreffenden Stelle in Tvärminne kam nach dem Zerfall der Kräuter den übrigen Pflanzen bei der Assimilation zugute. Die Zersetzung der Streu ging rasch vor sich.

Meine Untersuchung der Blätter von *Fraxinus excelsior* bei der Zoologischen Station Tvärminne ergab einen Aschengehalt von 5.71 %, während STAHL (1900) bei seiner Untersuchung von Eschenblättern im mittleren Deutschland 13.33 % fand. Diese Zahlen zeigen, wie verschieden bei *Fraxinus excelsior* an den einzelnen Stellen die Menge der mineralischen Bestandteile ist. Aber an solchen Stellen ist auch die Grösse des Zuwachses verschieden.

Die Eschenlokalität bei der Zoologischen Station Tvärminne wurde von mir 1936 aufs neue untersucht. Die am Rande des kalkhaltigen Felsens aus Stockausschlag entstandenen Eschen standen auf einem Substrat mit pH 6.5 in einer Tiefe von ca. 8 cm. Die Pflanzen waren dort am kräftigsten. Die Bodenproben zeigen vom Rand des kalkhaltigen Felsens nach dem Meeresufer hin zunehmende saure Reaktion (Probe A, B, C und D, Tab. 33 a). Die Wurzeln verliefen horizontal in der Oberflächenschicht bei ca. 8 cm Tiefe, wo der günstigste pH-Wert vorhanden war (Tab. 33a, 5—10). Die Eschen wuchsen

¹ Vgl. BÜSGEN 1927, S. 302.

mit 2—3 mm dicken Jahresringen in der ca. 12 cm tiefen Humusschicht an den mit A, B, C bezeichneten Stellen in der Richtung des Bodenprofils vom Kalkfelsen nach dem Ufer zu. Der Zuwachs der Eschenpflanzen nahm mit steigender saurer Bodenreaktion nach dem Ufer zu ab, und Naturverjüngung kam bei *Punkt D am Grasrand mit dem pH-Wert 5.8* nicht mehr vor, trotzdem Eschenfrüchte dort anzutreffen waren.

Für die Pflanzenwurzel schädliche Sulfide und wasserlösliche Ferro- und Aluminiumverbindungen konnten in den Proben (Tab. 33 b) nicht nachgewiesen werden. Nach Tab. 33 b enthielt die Humusschicht genügend organische Stoffe, während der Moränenlehm (Untergrund) arm an diesen war. Die Oberflächenschicht hatte eine verhältnismässig reichliche Stickstoffmenge, wogegen der Moränenlehm nur 1/8 der in der Humusschicht nachgewiesenen Stickstoffmenge enthielt. In der Humusschicht der Oberfläche war auch der

Tabelle 33. Bodenproben von Tvärminne (17. VIII. 1936). (Die Analysen der Pflanzennährstoffe wurden im Staatlichen Agrikulturchemischen Laboratorium ausgeführt.)

a) Bodenart und pH.

Stelle, Bodenart, Esche an Stelle A, B, C, D mit abnehmen- dem Wachstum	Tiefe in cm	pH-Wert
A. Humus	0—5	6.2
»	5—10	6.5
Moränenlehm	10—20	5.8
»	20—30	5.8
»	30—40	5.9
B. Humus	0—10	6.6
C. Humus	0—10	6.4
Moränenlehm	10—20	5.5
»	20—30	5.4
»	30—40	5.0
»	40—50	5.3
»	50—60	5.5
D. Grasrand, Esche hier nicht wachsend.		
Humus	0—10	5.8
Moränenlehm	10—20	5.3

b) Bodenanalyse zum Nachweis des Nährstoffvorkommens bei Tvärminne, August 1936.

Bodenstoff	Humusschicht 0—10 cm	Moränenlehm unter der Humusschicht (Untergrund)
Wasser	8.4 %	2.2 %
Mineralstoffe (Asche)	69.7 »	93.4 »
Organische Stoffe (Humus)	21.9 »	4.4 »
Stickstoff	0.81 %	0.10 %
Von den in 1 %iger Zitronensäure leichtlöslichen Stoffen fanden sich folgende Mengen:		
Kali	0.031 %	0.010 %
Phosphorsäure	0.013 »	0.023 »

Kaligehalt genügend, dagegen im Moränenlehm gering. Doch wies die Humusschicht nur einen unbedeutenden Phosphorsäuregehalt (0.013 %) auf, während gewöhnlicher Ackerboden 0.025 % enthalten sollte. Das pH war im Humus 6.2—6.5, im Moränenlehm 5.3—5.9. Da die Eschenwurzel bei dem pH-Wert 6.3—6.5 gedeiht, bei pH-Werten unter 5.9 nicht gut fortkommt, wird die Wurzel gezwungen, sich in der oberflächlichen Humusschicht auszubreiten, wo auch die Nährstoffmenge, abgesehen von Phosphorsäure, reichlicher ist.

In Übereinstimmung mit dem jährlichen Zuwachs nimmt *Fraxinus excelsior* in verschiedener Menge Stickstoff aus dem Boden auf, wie die folgende Aufstellung zeigt (Tab. Biol. Bd. V, S. 433.):

Februar bis Mitte Mai	Mitte Mai bis Mitte Juli	Mitte Juli bis Mitte September	Mitte September bis Ende November
mässig	stark	schwach	nichts

Daher besteht bei *Fraxinus excelsior* eine jährliche Periodizität des Stickstoffgehaltes in den Organen gemäss Zahlen, die das N je 1000 Teile Trockensubstanz in folgenden Mengen zum Ausdruck bringen (Tab. Biol. Bd. V, S. 436).

	27. II.	21. V.	9. VII.	17. IX.	17. XI.
Blätter	—	31.58	16.94	12.24	—
Stamm	11.34	7.83	5.87	6.69	8.23
Wurzel	11.80	9.67	5.89	5.86	7.07

Der Entwicklungsrhythmus und die Wuchsform der Esche ist auch von der Nahrungszufuhr abhängig.

Tabelle 34. Vergleichende Zusammenstellung über die Nährstoffe auf gewissen Stellen in Finnland. (Die Zahlen bedeuten mg auf 1 g Trockensubstanz. Analyse von Stud. N. Herlin.)

Proben für <i>Fraxinus excelsior</i>	Na	K	Ca	Sr	Mg	Mn
Tvärminne:						
Wurzel	0.46	6.04	2.40	0.01	1.43	0.07
Stamm (Jungspresse)	0.19	5.63	4.25	0.02	0.79	0.02
Blätter	0.13	7.41	3.35	0.01	2.93	0.01
Ramsholm, Åland:						
Blätter	0.21	7.02	10.50	0.01	2.23	0.02
Schaumans Schulgarten in Jakobstad:						
Blätter	0.16	4.09	39.0	0.06	9.36	0.03

Die Eschenblätter enthielten, wie aus Tab. 34 ersichtlich ist, an den drei Stellen verschiedene Mengen Ca, am reichlichsten im Schulgarten in Jakobstad, wo im vorhergehenden Frühjahr der Boden mit Kalksand gedüngt worden war.

Meine Untersuchungen (bei Tvärminne) haben somit deutlich gezeigt, dass die Eschenwurzel gern in dem durch Humus konstituierten Sorptionskomplex wuchs, wo eine Anhäufung von Nährstoffen und ein für die Eschenwurzel geeigneterer pH-Wert vorhanden war.

F. Der pH-Faktor.

Die Wasserstoffionenkonzentration hat sich unter den Standortsfaktoren als sehr bedeutsam erwiesen (RUSSELL, 1936, S. 293). In der freien Natur ist die Vegetation von der Bodenreaktion abhängig. Zwergstrauchformationen finden sich auf stark sauren Böden, Kräuter auf fast neutralen. Eine Zwischenstellung nehmen die Gräser ein. (ARRHENIUS, 1922 b.)

1. Die pH-Amplituden. Die Mehrzahl der Pflanzen scheint jedoch mit Bezug auf die pH-Werte eine recht grosse Variationsamplitude aufzuweisen, wenn auch ein optimaler Punkt in der Zuwachskurve sich geltend macht. Ob die relativ grosse Variationsamplitude hinsichtlich der pH-Werte durch die Fähigkeit der betreffenden Pflanze, ihre Lebensintensität dem Aziditätsgrad anzupassen, bedingt ist, oder ob etwa die einzelnen Ökotypen (TURESSON) eine verschiedene Neigung für verschiedene Abschnitte des für die Art gemeinsamen Aziditätsgebietes haben, so dass dadurch einen grösseren pH-Amplitude erreicht wird, kann hier nicht näher untersucht werden.

RUSSELL (1936, S. 299) erwähnt Jahresschwankungen für das pH. Weiter unten soll gezeigt werden, dass die pH-Zahl im jährlichen Gang zu pendeln vermag. Nur die Aziditätswerte, die während der Wachstumsperiode der Pflanzenwurzel (Frühjahr und Sommer) gemessen werden, sind daher ausschlaggebend für die betreffende Pflanze. Wo beispielsweise kein Arbeitsdatum angegeben ist, muss die Zuverlässigkeit der Ergebnisse dahingestellt bleiben. Die Anzahl der Proben muss genügend gross sein und verschiedene Standorte vertreten. In zusammengefasster Form sind meine pH-Ergebnisse für *Fraxinus excelsior* die folgenden:

Anzahl der Proben	pH		
	Minimum	Optimum	Maximum
489	5.8	6.3—6.5	7.3

Die Zahlen für Min., Opt. und Max. bei dem Wurzelzuwachs habe ich durch Versuche und Samensaat gewonnen. Auf gleichartigem saurem Boden mit pH 4.8 wurde Kalk in keilförmig zunehmendem Grade ausgebreitet. Der Kalk wurde in die Erde gemischt in der Weise, dass das Substrat pH 4.8—8.0 in gleichmässiger Steigerung enthielt. Verschiedener Zuwachs auf dieser Unterlage zeigte das Minimum, Optimum und Maximum an. In Übereinstimmung hiermit stehen meine Versuche auf verschiedenartigen Lokalitäten der Esche. Diese Versuche werden durch zahlreiche, an verschiedenen Stellen im Text beigefügte pH-Tabellen beleuchtet.

Einige bei meinen Eschenstudien festgestellte Veränderungen des pH-Wertes seien hier angeführt, da die Esche durch diese stark beeinflusst wird.

2. pH-Schwankungen infolge von Mikroorganismen. Je mehr die pH-Amplitude der einzelnen Pflanzenarten mit der von *Fraxinus excelsior* zusammenfällt, desto sicherer sind diese Arten in der Bodenvegetation der Esche wiederzufinden. So kommen fast ständig *Geum rivale*, *Filipendula ulmaria* und *F. hexapetala* neben der Esche vor. Da diese Arten keine obligatorischen Begleiter sein dürften, scheint ihr Vorkommen auf den Eschenstandorten ausbreitungsbiologischen Umständen zugeschrieben werden zu müssen. Dass auch für saurere Böden geeignete Arten wie z. B. *Oxalis acetosella* und *Vaccinium myrtillus* in der Untervegetation der Esche auf kalkarmen Böden vorkommen können, hat seine Ursache in der Ungleichmässigkeit oder Bültigkeit der Bodenoberfläche. Denn Bülden, die sich auf vermorschenden Stubben gebildet haben, zeigen infolge der Bakterientätigkeit in ihnen meist einen auf den pH-Wert 4.2—4.4 gesenkte saure Reaktion mit nachfolgender bültiger *Vaccinium*-Vegetation in tüpfeliger Anordnung auf einem im übrigen gleichmässigen Standort mit pH 6.0. Meine

Untersuchungen auf Ramsholm, Åland (10. VI. 1931) zeigten eine solche Umwandlung in Stubben von Eschen, die im vorhergehenden Winter abgesägt worden waren. Die Stubben sind mit 1, 2 und 3 bezeichnet.

Stubbe 1 zeigte 218 Jahresringe, aber der Zuwachs war nicht ganz gleichmässig konzentrisch, sondern oberhalb der grossen Wurzeln am grössten, dazwischen am kleinsten. Der kleinste Radius war 17 cm nach Süden, der grösste 22.5 cm nach Nordwesten.

Stubbe 2 hatte 207 Jahresringe. Sie war durch Zusammenwachsen von zwei Eschen entstanden, umfasste also zwei konzentrische Ringbildungen, die dann an der Oberfläche zu einheitlichen Jahresringen verschmolzen waren. Der kleinere Radius war 25 cm, der grösste 31 cm bei einer Stubbenfläche 30 cm über dem Boden.

Stubbe 3 hatte 192 Jahresringe, der kleinste Radius war 23 cm, der grösste 49.5 cm. Eine grosse Wurzel befand sich gerade an dieser Seite (SE), auf der im übrigen keine anderen Bäume wuchsen.

Alle drei Stubben zeigten an der Sägefläche Sprünge, in denen sich Feuchtigkeit und Bakterien sammelten und eine verfaulende und übelriechende Masse bildeten.

Das innere Holz der Esche hat in frischem Zustand einen pH-Wert von 6.0—6.2, je nach dem Alter und danach, wie weit der Zuwachs beendet ist (Kernholz oder Splint).

Fünf Jahre später (4. VII. 1936) wurden die drei obengenannten Stubben abermals von mir untersucht. Die etwas mürbe Holzmasse der Stubbe hatte den pH-Wert 4.2. Offenbar hatte die Bakterientätigkeit in den Stubben die Azidität auf 4.2 gesenkt. In diesem Stadium, in dem die Lebenstätigkeit der Bakterien bedroht ist, vollzieht sich die Humifizierung langsam, rascher nur während einer stark begrenzten Zeit im Frühjahr. Daher halten sich die Stubben lange im Walde und bilden lokale Herde grösserer Bodenazidität. Wenn sie wieder bewachsen werden, entsteht eine andere, grössere Azidität verlangende Untervegetation von *Vaccinium* und *Oxalis* gerade an dieser Stelle. Dadurch wird die Untervegetation auf einem früher sonst gleichförmigen Boden mannigfaltiger.

Die Zellulosezerstörung ist ein Prozess, der alle anderen im Boden vorsichgehenden Bakterienprozesse an Intensität übertrifft. Daher wird die pH-Zahl in der Richtung nach grösserer Azidität verschoben (vgl. VARTIOVAARA, 1936). Nach vollständiger Mineralisierung der Eschenstubbe hört das Bakterienleben auf und die pH-Zahl steigt. Auf Åland habe ich an vielen Stellen in den krugförmigen Stubben, die von vegetativen Schösslingen umgeben sind, und in dem aus den Überresten von Stubben entstandenen Humus die pH-Zahl 6.5 festgestellt. (Es kommen also lokale Sprünge von 1—2 pH-Einheiten vor.) Die Vegetation auf den Stubben verändert sich mit abnehmender Azidität wieder in eutrophischer Richtung. Die Keimpflanzen der Esche kön-

nen dann wieder auf dem aus der Stubbe entstandenen Humusboden Wurzel fassen. Diese zerfallenden Stubben bilden daher ein vorzügliches Anzuchtbeet. (Anfangs sind sie allerdings sauer und daher steril mit *Vaccinium* und *Picea*, dann folgen neue Eschen und andere anspruchsvolle Samenpflanzen, die eine weniger saure Bodenreaktion fordern.) Wo die Eschenstubbe nicht abstirbt, tritt eine starke vegetative Verjüngung ein, die peripherisch sich ausbreitet, wobei sich Teile zu gesonderten Individuen abtrennen. Diese neuen Individuen von *Fraxinus excelsior* holen wie andere Holzarten aus einem tiefer liegenden Nährstofflager einen reichen Vorrat an mineralischen Bestandteilen. Die Keimpflanzen der Esche wachsen daher gern auf der mineralisierten alten Eschenstubbe, wo die Wurzeln unmittelbar unter der Oberfläche in wenig tiefe gelegener Bodenschicht höhere pH-Werte finden. Schwankungen in der Bodenazidität von pH 5—7 innerhalb eines Abstandes von wenigen Metern sind deshalb nichts Ungewöhnliches,¹ wie ARRHENIUS (1926) hervorgehoben hat.

B. AARNIO (1935, S. 14) weist darauf hin, dass eine Senkung der pH-Zahl lokal in einer Tiefe von 10—20 cm bei Kalkdüngungsversuchen in Tammisto, Südfinnland, vorkam. Diese pH-Senkung hat AARNIO in Kurvenform veranschaulicht (S. 7) und angenommen, dass sie auf der Ackerbearbeitung beruhe. Die Beobachtung ist richtig, aber die Erklärung nicht zutreffend. Bei meinen pH-Messungen habe ich oft diese lokale pH-Abweichung der Oberflächenschicht in einer Tiefe von 10—20 cm festgestellt. Da die Waldböden, auf denen die Esche wächst, nicht mit Ackerbaugeräten behandelt werden, kann die erwähnte Abweichung nicht unmittelbar durch die landwirtschaftliche Kultur verursacht sein. Meine Untersuchungen in dieser Beziehung zeigen, dass die Senkung der pH-Zahl um 0.2—0.4 Einheiten als Folge lebhafterer Bakterientätigkeit in der in Frage stehenden Oberflächenschicht anzusehen ist (vgl. S. 158). Im Ackerboden scheint nach AARNIO die Schicht, welche die am stärksten gesenkte pH-Zahl hat, in 10—20 cm Tiefe zu liegen.

¹ Auf bültigem Boden tritt auch bald eine Ungleichmässigkeit im pH-Wert infolge rascher Bodenveränderung durch Auslaugung auf unebenen Boden mit Wasserstagnation in Gruben und lokal gesenkter pH-Zahl ein, wo der geringe Kalkgehalt des Bodens der Tendenz zu wachsender Bodenazidität nicht entgegenzuwirken vermag.

Zunehmende Azidität auf kalkarmem Boden bewirken auch die von den Stubben ausgehenden Wurzeln, die mit den Wurzelausläufern anderer Stubben zusammenstossen. Dazu kommen annuelle absterbende Kräuter, herabfallende Zweige und Laub, die eine ungleichmässig zusammenhängende Substanz bilden, welche ein gutes Nährsubstrat für Bakterien abgibt. Der durch Anhäufung solcher organogenen Substanz eingeleitete Zersetzungsprozess führt zu einer (oberflächlich sich bemerkbar machenden) in saurer Richtung gehenden lokalen pH-Abweichung infolge von Bakterientätigkeit (bzw. Mikroorganismen).

Tabelle 35. Zuwachsbedingungen auf der Eschenlokalität Svartsmara (Torfboden auf kalkhaltigem Grund). — S. 161.

Eschen-Stelle	Bodenart	Tiefe in cm	Boden- temperatur in C°		Wassergehalt des Bodens in Gewichts- prozenten		pH-Wert	
			15. VII. 1932	2. VII. 1936	15. VII. 1932	2. VII. 1936	15. VII. 1932	2. VII. 1936
1	Humus	0—10	17	18	21.3	23	4.8	4.9
	»	10—20	17	17	21.2	22.5	4.4	4.6
	Humus und							
	Sand	20—30	17	17	16.4	18	5.0	4.8
	Sand	30—40	16.5	17	19.7	18	4.8	4.8
	Steine und							
	Sand	40—50	16	17	19.9	18.8	5.1	5.2
2	Moräne	50—60	16	16	20.1	18.5	5.8	5.8
	Kalkmoräne	60—	15	16	23.2	21.3	6.3	6.7
	Humus	0—10	17	18	50	35	6.3	4.8
	Torf	10—20	17	17	51	33.8	5.7	4.4
	»	20—30	16.8	17	52.3	37	5.9	4.8
	»	30—40	16.2	17	53	42	5.9	4.8
	»	40—50	16	17	59	42	5.9	4.8
3	»	50—60	16	17	62.5	43	5.9	4.8
	Torf und							
	Moräne	60—70	15.8	16.5	21.7	20	5.9	5.9
	Moräne	70—80	15.5	16	22.1	20.7	6.2	6.3
	Kalkmoräne	80—	15	15.5	24	23	6.7	6.7
	Torf	0—10	17	18	57	38	5.0	4.4
	»	10—20	17	17.2	57	37	4.8	4.6
4	»	20—30	17	17	57.5	39	4.8	4.7
	»	30—40	16.5	17	62	41.5	4.8	4.3
	»	40—50	16	17	65	43	4.8	4.3
	»	50—60	16	17	66	43	4.8	4.3
	»	60—70	16	17	67	40	5.7	5.6
	Torf und							
	Moräne	70—80	15.5	16	29	27	5.9	6.1
5	Moräne	80—90	15	16	32	23	6.5	6.4
	Kalkmoräne	125—	—	—	35	31	6.7	6.7
	Torf	0—10	16	18	62	40	4.6	4.3
	»	10—20	16	17	63	36	4.4	4.4
	»	20—30	15.2	17	72	42	4.6	4.4
	»	30—40	15	17	72	42	4.8	4.8
	»	40—50	15	17	78	42	5.0	4.9
6	»	50—60	15	17	78	43	5.2	5.0
	»	60—70	14	16	78.5	45	5.5	5.4
	Torf und							
	Moräne	70—80	14	15.5	32.7	23	6.5	6.5
	Torf und							
	Kalkmoräne	80—125	—	—	33.2	24	6.7	6.7

Im Eschenwald ist dies oft der Fall, wenn auch nicht immer. In lockerem und *gut durchlüftetem* sandartigem Boden bei Pähkinämäki (Valkjärvi, Karelische Landenge) erstreckte sich diese Schicht mit gesenkter pH-Zahl stellenweise bis in eine Tiefe von 35—40 cm, da die niedergespülten Humuspartikeln dort in durchlässigem Grund den Bakterien Voraussetzungen für ihre Lebenstätigkeit in dieser Tiefe boten. Dasselbe war bei Torfboden in Svartsmara der Fall. Eine oberflächliche pH-Untersuchung auf lockerem Boden reicht daher oft nur bis in diese Schicht (0—60 cm) mit einer pH-Zahl, die vielleicht niedriger ist als diejenige, von der die tiefgehenden Baumwurzeln beeinflusst werden. Es ist daher von Wichtigkeit, bei Untersuchungen wirklich die Schicht ausfindig zu machen, die für die Wurzeln von hauptsächlichlicher Bedeutung ist. Sonst werden die Resultate verwirrend und widersprechend. Je mehr humusartige Stoffe oder in geeigneter Weise entwässerter Torfboden unter im übrigen günstigen äusseren Verhältnissen den Bakterien als Nahrung zur Verfügung stehen, desto lebhafter ist die Bakterientätigkeit an dieser Stelle und um so mehr sinkt die pH-Zahl, wenn die Pufferung nicht durch den Kalk im Boden aufrecht erhalten wird. Aufschlussreich ist die Torfbodenlokalität bei Svartsmara, Åland (S. 134—136), die vier Jahre nach der ersten Untersuchung abermals von mir besucht wurde und zwar wegen des Umsetzungsprozesses an dieser Stelle infolge von Entwässerung und dadurch hervorgerufener lebhafter Bakterientätigkeit, die durch den darunter liegenden kalkhaltigen Boden beschleunigt wurde. Denn durch die so neutralisierte Bodenreaktion wurde die Tätigkeit der Bakterien angeregt. Als dann der Boden durch langandauernde Dürre trockener wurde, brach die Verbindung mit dem Grundwasser ab und die Tätigkeit der Bakterien in der durch die Austrocknung isolierten Oberflächenschicht, stellenweise bis 60 cm tief (Eschenstelle 2), konnte die Bodenreaktion in eine saure umwandeln (pH 4.8).

Die Eschenlokalität Svartsmara zeigte bei der Untersuchung (2. VII. 1936) folgende Zuwachsbedingungen für die Esche (Tab. 35).

Eschenstelle 1. Die Stelle hatte keine nennenswerte Veränderung erfahren. Wenn eine Torfschicht hier früher vorhanden war, so war sie jedenfalls vor meinem Besuch 1932 mineralisiert. Bodentemperatur, Wassergehalt und pH waren ungefähr die gleichen geblieben. Die grossen Eschen reichten mit den Wurzeln bis in die Kalkmoräne. Die Jahresringe waren 2 mm dick. Eschenpflanzen von 60—70 cm Höhe kamen hier und da vor, ihre Wurzeln hatten Kontakt mit der Kalkmoräne erreicht. Neue Jahres- und Vorjahrspflanzen der Esche waren nicht anzutreffen und konnten auch wegen der sauren Oberflächenschicht gar nicht vorkommen.

Der Boden, der Zimmertemperatur hatte, begünstigte das Bakterienleben. Die pH-Zahlen waren daher in der Oberflächenschicht von 0—40 cm Tiefe nur 4.6—4.9; die grösste pH-Senkung kam in einer Tiefe von 10—20 cm vor.

Eschenstelle 2. In den letzten vier Jahren war hier eine starke Veränderung eingetreten. Mit der Austrocknung des Bodens hatte die hohe Temperatur die

Bakterientätigkeit gefördert. Der pH-Wert war daher in der ganzen Torfschicht in 0—60 cm Tiefe gesunken, an der Oberfläche von 6.3 bis 4.8. Teilweise war die Torfschicht durch rasche Mineralisierung zusammengesunken. Die Veränderung an dieser Stelle wird weitergehen, bis dieselbe Situation wie an der Eschenstelle 1 erreicht ist. Die Jahresringe, die 1932 4 mm dick waren, zeigten nun abnehmende Stärke, denn die Oberflächenschicht hatte jetzt nach weiterer Senkung des Wasserstandes durch Grabenanlage nicht mehr die erforderliche Durchfeuchtung mit alkalischem Grundwasser. Infolge der zunehmenden Azidität (pH 4.8) in der Oberflächenschicht wird die Wurzel tiefer gedrängt und dadurch die Rhizosphäre eingeengt, so dass der Zuwachs sinkt. *Die 1—2 m hohen Eschenpflanzen, die mit der Wurzel in die schwach sauren Bodenschichten von kalkhaltiger Moräne mit pH 6.3—6.7 eingedrungen waren, gediehen dagegen gut; Jahres- und Vorjahrkeimpflanzen fehlten, da sie auf saurem Boden mit dem pH-Wert 4.8 nicht fortkommen.* Da der Boden nur schwach geneigt war, gab es keine seitliche Wasserzufuhr. Gesenkter Wasserstand sowie vermehrte Bodenwärme und verbesserte Durchlüftung hatten die Humifizierungsprozesse begünstigt; dabei sank das pH in 10—20 cm Tiefe auf 4.4.

Eschenstelle 3. Der Boden bot der Esche hier ähnliche Wachstumsverhältnisse wie bei meiner Untersuchung 1932. Doch litten die Oberflächenschichten unter zunehmender Azidität; die Jahresringe waren 2—3 mm stark. Es zeigte sich, dass die Kontaktschicht des Torfes der oberen Moränenschicht die kalkhaltigen Bestandteile entzogen und einen Sorptionskomplex geschaffen hatte, den die Eschenwurzeln verwerteten.

Eschenstelle 4. Diese Stelle war trockener geworden; der Torf war hier 1932 tiefend nass, bei meinem zweiten Besuch sah er ziemlich trocken aus und die pH-Zahlen hatten fast in allen Torfschichten ein wenig abgenommen. Die 1932 kaum 1 m hohen Eschenpflanzen waren nun bis zu durchschnittlich 3 m Höhe gewachsen, hatten also einen jährlichen Längenzuwachs von $\frac{1}{2}$ m, 7—10-jährige Eschen bildeten jetzt ein 2—3 m hohes Gebüsch. Auch 50—70 cm hohe Pflanzen waren anzutreffen, die leicht mitsamt ihrem Wurzelsystem aus dem losen Torfboden gezogen werden konnten. Die Wurzel war eine gerade, 70 cm lange Pfahlwurzel mit wenigen Seitenverzweigungen. Sie erstreckte sich bis in die tiefste Torfschicht mit der pH-Zahl 5.4—6.5. Die Wuchsform der Jungesche war schwach und kurz. — 5 m seitlich lag ein Abrasionshang des früheren Strandes. Unterhalb desselben war der Boden sehr feucht und das pH 6.0. Auffallend starken Zuwachs zeigten die fast deckend dicht stehenden 30 cm hohen Eschenpflanzen hier auf dem durch die Landhebung trockener gewordenen Boden. Eschen, Fichten, Birken, Schwarzerlen und *Carex*-Arten kämpften in dichten Assoziationen um den neuen Boden.

An der Eschenlokalität bei Svartsmara erstreckte sich die Schicht mit gesenkten pH-Zahlen durch den ganzen Torf bis in eine Tiefe von 70 cm. Dem entsprechen die Zuwachsvoraussetzungen für *Fraxinus excelsior* auf diesem Torfboden. Natürlich kann die Mächtigkeit des Torfes bei verschiedenen Torfböden variieren. *Bei rascher Senkung des Grundwasserstandes mit darauf folgender schneller Mineralisierung der Torfschicht, die dann einen stark verminderten pH-Wert aufweist, bildet sich eine zeitweise saure Oberflächenschicht mit in Zersetzung begriffenem Torf, der den Eschenkeimlingen ein locke-*

res, an der Oberfläche trockenes und saures Keimbett bietet. Wenn der Samen durch die Frühjahrsfeuchtigkeit mit ihrer höheren pH-Zahl zum Keimen gebracht ist, muss die Wurzel die ungünstige Oberflächenschicht durchbrechen, um neutralere Bodenschichten zu erreichen. Wo die Wurzel mit Hilfe des Endosperms die für den Zuwachs geeigneten Bodenschichten nicht zu erreichen vermag, beginnt die Pflanze zu kümmern. Hier liegt die Ursache mancher misslungener Eschenkulturen, deren Keimungsverlauf eine günstige Entwicklung zu gewährleisten schien.¹ An der Eschenlokalität Svartsmara findet man daher schwachen, in saurer Oberflächenschicht wurzelnden Jungwuchs von 30–60 cm Höhe mit unerkennbaren und verschmelzenden Jahresringen neben 3 m hohen 7-jährigen Prachtexemplaren, die weniger saure, zu alkalischer Reaktion führende Bodenschichten erreicht haben.

[Die von Bakterien in reichlichen Mengen gebildete Kohlensäure befördert andererseits die hydrolytische Mineralverwitterung, so dass Karbonate von Kalzium, Magnesium und Eisen als Bikarbonat in lösliche Form gebracht und somit der Pflanzenwurzel zugänglich gemacht werden wie auch an dem allgemeinen, für die Pflanzen notwendigen Stoffwechsel im Boden teilnehmen. Die Bakterienkohlenensäure vermehrt dabei die von den Wurzeln ausgeatmete Kohlensäure.]

Die Torfschicht bei Svartsmara ist im Zerfall begriffen und geht mit der Zeit in Humus über, wie es bei der Eschenstelle 1 schon früher der Fall gewesen ist. Soll Torfboden als Substrat für die Esche dienen, muss er daher von alkalischem oder neutralisierendem Wasser, das aus einer kalkführenden Bodenschicht aufgesogen wird, durchsickert werden, bis eine dünne Humusschicht entstanden ist, welche die Wurzeln der keimenden Esche schon im ersten Zuwachsjahr mit Hilfe reichlichen Endosperms leicht durchdringt.

Bei schwerem Tonboden ohne Torfschicht liegt die Zone mit der pH-Senkung im Humusboden an der Oberfläche. In Schnittprofilen durch die Rhizosphäre der Esche hat man daher in der Regel zunehmendes pH von der Oberfläche abwärts oder, soweit eine Senkung der pH-Zahl in irgendeiner Schicht vorkommt, innerhalb der Zone zwischen 10–70 cm bei Torf zu erwarten. Wo sich unter der Oberflächenschicht kein kalkhaltiger Untergrund findet, kann der Boden nach der Tiefe zu wieder saurer werden, wie AARNIO

¹ Bei Anpflanzung von Eschen sollte auf jeden Fall eine Untersuchung der Bodenbeschaffenheit auch für den pH-Wert vorausgehen. In seiner Untersuchung über die Abhängigkeit der Verbreitung der Pflanzen von der Wasserstoffionenkonzentration sagt GUSTAFSON (1927, S. 244): »It is well known that protein is coagulated by the ions of many salts, and an excess of ions in the cell may produce a tendency toward coagulation of the protoplasm. From work on antagonism comes the suggestion that an increase in permeability may destroy the balance of the cell sap, and thus bring about injury.«

(1935, S. 7) nachgewiesen hat, aber auf Kalkuntergrund wird die pH-Zahl bei zunehmender Tiefe in alkalischer Richtung verschoben. *Der Zuwachs der Eschenwurzeln in verschiedenen pH-Schichten ist daher bei meinen Untersuchungen wegweisend gewesen.*

Die Azidität in der Bodenoberfläche ist vor allem für die Keimpflanzen gefährlich, da die Eschen kümmern, bis sie Bodenschichten mit weniger saurer Reaktion erreichen, soweit solche tiefer im Boden vorhanden sind. Unterdessen kann die Pflanze aber leicht beschädigt und infolge von Frostschäden oberhalb der Schneedecke ästig werden. Trotzdem die Standorte auf Torfboden über Kalkuntergrund geeignet sind, kann in einem solchen Boden durch plötzliche Senkung des Grundwasserstandes der Humifizierungsprozess im Torf beschleunigt werden, so dass sich die pH-Zahlen in saurer Richtung verschieben. Dabei wird die Humifizierung verzögert oder sie gerät ins Stocken und der Nachwuchs wird gefährdet. Ältere Bestände mit tiefgehenden Wurzeln werden durch diese pH-Veränderung in der Oberflächenschicht weniger berührt.

Folglich muss die Trockenlegung von Torfboden auf Kalkuntergrund langsam geschehen, so dass die Wurzeln den Kontakt mit den neutralisierenden Schichten behalten und eine gleichmässige Erweiterung der Wurzelsphäre vorsichgehen kann. Andernfalls begünstigt eine rasche Trockenlegung mit schnell zunehmender Azidität des Bodens nur die Einwanderung von in bezug auf die pH-Verhältnisse weniger anspruchsvollen Pflanzen, beispielsweise der Birke und Fichte, den gefährlichsten Konkurrenten der Esche im Kampf um die Wuchsstellen an ihrer nördlichen Verbreitungsgrenze.

Um verfaulende Stubben kommen z. B. Fichtenpflanzen in reichlichen Mengen auf saurer Unterlage auf, auf welcher kein Eschennachwuchs möglich ist. Vgl. HEIKINHEIMO (1940, S. 67, Tab. 16) für das pH der Fichte.

3. pH-Schwankungen infolge aufsteigenden sauren Grundwassers. *Fraxinus excelsior* tritt meist an Abhängen mit Sickerwasser auf. Je kleiner der Neigungswinkel ist, desto geringer wird die Geschwindigkeit der Wasserzirkulation in horizontaler Richtung. Die grosse Wassermenge, welche die Esche während ihrer jährlichen Zuwachperiode im Frühjahr aufnimmt, muss sie auf einem derartigen ebenen Gelände aus tieferen Schichten holen. Wo der Untergrund sauer ist, steigt saures Bodenwasser nach der Oberfläche. Wo die Bodenazidität durch solches Wasser die für den Wurzelzuwachs der Esche kritische Grenze von pH 5.8 erreicht, werden die Lebensfunktionen der Zellen erschwert und die Esche ist dort in ihrer weiteren Entwicklung während der betreffenden Wachstumsperiode gehemmt.

Im Vergleich mit den Ackerpflanzen hat *Fraxinus excelsior* ein ausgedehntes Wurzelsystem und kann daher besser die geeignetste pH-Schicht wählen. Die Untersuchung der Eschen in Larsmo (Jakobstad) zeigte die Wachstums-

verhältnisse von 5 m hohen, 16-jährigen Eschen mit einem Durchmesser von 6 cm einschliesslich Rinde (ca. 2 mm starke Jahresringe). Das pH hatte 1932 und 1936 die in Tab. 36 angegebenen Werte, die durch Kalkdüngung an der Oberfläche während der Zwischenzeit in einer für den Zuwachs der Esche geeigneten pH-Lage erhalten waren.

Tabelle 36. pH-Zahlen für die Esche bei Larsmo in der Nähe von Jakobstad.

Stelle	Bodenart	Tiefe in cm	Bodentemperatur C°		pH-Wert	
			18. V. 1936	25. V. 1936	25. IX. 1932	18. V. 1936
Strauch- förmige Esche	Humus	0—10	+ 7.5	+ 10.0	6.5	6.8
	»	10—20	+ 7.2	+ 9.0	5.8	6.8
	»	20—30	+ 6.7	+ 8.0	5.6	6.8
	»	30—40	+ 6.0	+ 7.5	5.9	6.2
	»	40—50	+ 6.0	+ 7.0	5.7	5.9
	Grundmoräne ..	50—60	+ 5.5	+ 6.5	5.8	5.8
Waldesche	Humus	0—10	+ 5.0	+ 7.7	6.6	6.4
	»	10—20	+ 5.5	+ 8.0	6.0	6.4
	»	20—30	+ 5.0	+ 6.5	6.0	6.3
	»	30—40	+ 4.0	+ 6.0	5.9	5.9
	Grundmoräne ..	40—	—	—	—	—

Die Wurzeln dieser Bäume zeigten (beim Öffnen der Knospen am 25. V. 1936) ein im Verlaufe der Jahre deutlich zum Vorschein kommendes Streben nach den oberen Schichten. Alle Bodenproben erwiesen, dass die kleinen Saugwurzeln die Schichten mit pH 4.8 vermieden. Bei pH 5.8 scheint die untere Grenze für das Vordringen der Eschenwurzeln zu liegen. Auf einem solchen, durch Kalkdüngung an der Oberfläche verbesserten Nährboden hat die Esche ein flaches, oberflächlich verlaufendes Wurzelsystem.

Die an dieser Wuchsstelle untersuchten Wurzelteile zeigten eine besonders auffallende »dorsiventrals« Form, indem die feinsten Wurzeläusläufer in büschelförmiger Anordnung aufwärts wuchsen und sich so an der Oberfläche in der pH-Schicht 6.3—6.5 hielten. Diese Schicht war die für die Esche optimale. Die an der Oberfläche bei der strauchförmigen Esche vorkommenden höheren pH-Werte 6.4 waren auf die Kalkdüngung im vorhergehenden Herbst (1935) zurückzuführen.

Auf entwässerten und weniger sauren Kulturböden und Hofplätzen vermögen angepflanzte Eschen bedeutend weiter nördlich von ihrer natürlichen Verbreitungsgrenze fortzukommen. Dasselbe ist auch an Stellen mit lokalen

Kalkvorkommnissen oder bei starkem Gefälle mit guter Durchwässerung und Durchlüftung der Fall. *Fraxinus excelsior* hat eine Minimalgrenze, eine optimale Lage und eine Maximalgrenze für das pH. Auf Åland, wo die Grenze zwischen ausgewaschener Oberfläche und Kalkmoräne scharf ausgebildet ist, sieht man, wie die Eschenwurzeln gleichmässig Stellen mit sowohl alkalischer als saurer Bodenreaktion meiden. Auf den durch die Landhebung trocken gewordenen Strandflächen bei Lillholmen (Lemland) standen 0.44 m über dem Wasser in einem *Fucus*-Wall Eschen mit einem Durchmesser von 9.5 cm einschliesslich der Rinde. Unter Geröll und Pflanzenresten lag in 20 cm Tiefe die bei Salzsäurebehandlung aufbrausende Kalkmoräne bis in über 70 cm Tiefe (Tab. 37).

Tabelle 37. pH-Werte bei Lillholmen (Åland) am 12. VII. 1932.

A. Stelle zwischen Wasserrand und Uferesche	Bodenart	Tiefe in cm	pH-Wert
	Kalkmoräne	20	8.6
B. Bei der äussersten Uferesche im <i>Fucus</i> -Wall	Humus und	0—10	6.1
	Tangfragmente	10—20	6.5
	Kalkmoräne	20—30	7.3
	"	30—40	8.4
	"	40—	
C. 10 m westlich der Eschenzone unter Kiefern und Himbeersträuchern	Dünne Humusschicht	5	4.6

An der Stelle A (Tab. 37) zwischen dem Wasserrand und der Uferesche, 3 m östlich von der 9.5 cm dicken Esche, fanden sich keine Eschenwurzeln. An der Stelle B um den Stamm des Baumes selbst war ein Teil der Wurzeln nach E gegen das Meeresufer gewachsen, aber nur bis 50 cm vom Stamm, *worauf sie sich in scharfem Bogen nach dem Lande zu wendeten und dem Tangwall in geringer Tiefe mit einer unteren Grenze bei der pH-Zahl 7.3 folgten*. Die Jahresringe waren 4—5 mm dick.

4. Jahreszeitliche pH-Schwankungen. FEHÉR (1932) glaubt, dass die Periodizität der Bodenazidität ausser in Mitteleuropa auch im Podsolgebiet Nordeuropas vorhanden sei. Auch meine Messungen deuten auf

jährliche pH-Schwankungen hin. Um diese näher nachzuweisen, habe ich das pH an verschiedenen Stellen für das ganze Jahr gemessen. Die pH-Zahl scheint im Winter und Frühling höher, im Sommer am niedrigsten zu sein. In dieser Hinsicht fallen meine Untersuchungsergebnisse mit AARNIOS (1935, S. 11) Darstellung zusammen, wie unten gezeigt werden soll.

1. *Beispiel. Eschenstelle im Botanischen Garten in Helsingfors.* Die Wuchsstelle war ebener, 20 cm mächtiger Boden auf flachem Felsgrund. Das Substrat war sandhaltiger Humus.

Die Proben zeigten (0—10 cm Tiefe) am 14. VIII. 1935 die pH-Zahl 6.8 und behielten diesen Wert bei, solange der Boden noch nicht gefroren war, am 5. I. 1936 (6.8).

Vom nächsten Tage ab bildete der Bodenfrost an der Oberfläche eine harte Kruste, und eine 40 cm dicke Schneedecke gab bei der Schneeschmelze Oberflächenwasser, so dass der Boden mit gefrorenem Wasser gesättigt war. Der aufgetaute Boden zeigte einen Wassergehalt von 50 % und (0—10 cm 7. III. 1936) pH 6.8.

Während des Winters war somit die pH-Zahl um 0.5 gestiegen.

Dann sank das pH wieder und war am 15. VI. 1936 in 0—10 cm Tiefe 6.2 [und in 10—20 cm Tiefe (Bakterienwirkung?) 5.9] sowie bei + 19° C Bodentemperatur und 23.8 Gewichtsprozent Wasser im Boden an der Oberfläche 0—10 cm am 27. VI. 1936 6.0.

An der Eschenstelle im Bot. Garten in Helsingfors war somit die jährliche pH-Schwankung 1936 an der Oberfläche (0—10 cm) 6.8—6.0.

2. *Beispiel. Schaumans Schulgarten in Jakobstad.* Im Schulgarten von Jakobstad wurden von mir pH-Messungen vorgenommen, wobei sich herausstellte, dass je nach der physikalischen Struktur des Bodens, seiner Durchlüftung und seinen Neigungsverhältnissen im Winter und Frühjahr die pH-Zahlen um $\frac{1}{2}$ —1 Einheit stiegen. Am 20. III. 1936 war der Schnee z. T. zusammengeschmolzen und das Wasser in den Boden eingedrungen und der Boden gefroren. Bei der Probenahme war noch Bodenfrost im Boden; nach dem Auftauen enthielt er 50 Gewichtsprocente Wasser, an der Oberfläche (0—10 cm) hatte er einen pH-Wert von 6.0 und in bodenfrostfreier Tiefe von 30 cm von 5.8.

Da der Boden an der Oberfläche gefroren war, konnte sich dort keine Bakterientätigkeit geltend machen, wie es im Sommer unter günstigen Wachstumsbedingungen für die Bodenorganismen bei 16—20° C Bodentemperatur der Fall ist. Da anzunehmen war, dass aus der 60 cm hohen Schneedecke im Frühjahr in reichlichen Mengen Schmelzwasser in den Boden eindrang, wurde der Verlauf der Schneeschmelze einer genauen Beobachtung unterzogen und zwar am 21., 23. und 31. März sowie am 2. und 21. April. Es zeigte sich, dass das pH des Schmelzwassers zwischen 5.8—6.8 schwankte und dass der reich-

liche Niederschlag mit zunehmender Wärme die pH-Zahlen des Bodens erhöhte, je nach der grösseren oder geringeren Pufferungskapazität der Bodenart, die bei verschiedener Auslaugungszeit (24—48—72 Stunden) hervortrat. *So hat das pH des Bodens an einer und derselben Stelle nach der folgenden vergleichenden Tabelle im Schulgarten in Jakobstad folgendermassen geschwankt.*

Tabelle 38. pH-Schwankungen im Schulgarten in Jakobstad.

Bodenart bei 10° Gefälle nach SW	Tiefe in cm	pH-Wert		
		20. III.	20. IV.	8. IX.
		1936	1936	1936
Humus (Sand 25 %)	0—10	6.0	6.0	5.6
» » 50 »	10—20	6.0	6.0	5.8
» » 50 »	20—30	5.5	6.2	5.9
Feinsand	30—40	5.3	6.2	5.8
»	40—50	4.8	6.2	5.8
»	50—60	4.8	6.1	5.8

Das Schmelzwasser hatte somit vom 20. III. bis zum 20. IV. in den tiefer liegenden Sandschichten (von 30—40 cm abwärts) mit schwächerer Pufferungskapazität die pH-Zahlen um 1.3—1.4 Einheiten erhöht, doch sank die Zahl wieder auf 5.3 (am 8. IX. 1936). In der Humusschicht mit stärkerer Pufferung war die pH-Zahl noch am 20. IV. 1936 dieselbe (6.0), aber am 8. IX. 1936 nur 5.6—5.8.

3. *Beispiel. Pähkinämäki.* Schon früher wurde darauf hingewiesen (S. 91—94), dass der Aziditätsgrad auf den Eschenlokalitäten bei Pähkinämäki (Valkjärvi, Karelische Landenge) am 9. VII. 1936 ca. pH 4.2—5.4 war und dass Kalk im Boden nicht nachgewiesen werden konnte. Aber der Boden war wegen des Sandgehaltes sehr gut entwässert, so dass das rasch fliessende Wasser eine ausgezeichnete Durchlüftung verursachte. Der pH-Wert blieb daher nach der Schneeschmelze genügend hoch, so dass Jahresringe von 3—5 mm sich bilden konnten.

Mit der Wasseranhäufung, die auf die Schneeschmelze im Frühjahr folgt, wird die pH-Zahl meist erhöht, so dass die Jahreskurve oft ein Maximum im Frühjahr und ein Minimum im Sommer zeigt. Es war daher zu erwarten, dass die pH-Ergebnisse der im Sommer (9. VII. 1935) bei Pähkinämäki (Valkjärvi) ausgeführten Messungen sich im Verhältnis zu den während des Wachstums im Frühjahr herrschenden Aziditätsverhältnissen als zu niedrig erweisen würden. Ich nahm daher, um diesen Sachverhalt zu klären, am 22. VI. 1936 eine neue Messung vor (Tab. 39).

Tabelle 39. pH-Werte bei Pähkinämäki (Vergleich).

Stelle	Bodenart	Tiefe im cm	Vergl. pH-Wert	
			22. VI. 1936	9. VII. 1935
Ehemalige Wohnstelle	Humus u. Sand	0—10	6.5	5.2
	» » »	10—20	6.4	4.8
	» » »	20—30	6.3	5.0
	» » »	30—40	6.1	5.0
	Sand u. Lehm	40—50	6.1	5.0
	»	50—60	5.9	—
Sandgrube		250	4.6	—
Eschen- lokalität (b) am Weg	Humus u. Sand	0—10	5.1	4.8
	» » »	10—20	5.1	4.8
	» » »	20—30	5.5	4.8
	» » »	30—40	5.5	—
	» » »	40—50	5.1	4.8
	Sand	50—60	—	4.4
	»	60—70	—	4.2
Stelle (a) mit Eschen- Keimlinge	Humus u. Sand	0—10	6.0	4.8
	» » »	10—20	5.6	4.8
	» » »	20—30	5.6	5.4
	» » »	30—40	5.8	5.0
	Sand	40—50	5.6	4.6

Der obige Vergleich (Tab. 39) zeigt, dass an derselben Stelle eine 2 1/2 Wochen früher während des Sommers 1936 unternommene Messung einen höheren pH-Wert ergab; der Unterschied betrug ca. eine pH-Einheit.

Da das pH in Nordeuropa nach FEHÉR (1932, S. 63) infolge klimatologischer Ursachen nie so hoch steigt wie in den Waldböden des ariden Mitteleuropa, ist der jährliche Mittelwert für Nordeuropa niedriger als für Mitteleuropa und die Pflanzen in Nordeuropa haben somit ein Substrat mit geringeren jährlichen Schwankungen. Die von FEHÉR (1932, S. 46) graphisch dargestellte pH-Amplitude (ca. 3.5—6.0) für *Fraxinus excelsior* auf mitteleuropäischen Versuchsflächen scheint teilweise irreführend (Druckfehler?) zu sein. Ich habe nämlich im Wiener Wald (26. VI. 1933) für ein Eschen-substrat das pH 7.3 ermittelt. Es ist zu beachten, dass nur die während des Frühjahrs- und Sommerwachstums gemessenen pH-Werte von Bedeutung für den Wurzelzuwachs der Esche sind. Zu anderen Zeiten gemessene pH-Zahlen sind nicht von ausschlaggebender Bedeutung, besonders nicht bei Böden mit geringerer Pufferung und daher grösserer Jahresamplitude. Bei *Fraxinus excelsior* mit ihrem ausgedehnten Wurzelsystem müssen die Bodenproben

lebende Wurzelfäden aufweisen, wenn die richtige Bodenschicht untersucht sein soll.¹ Wahrscheinlich ist dieser Umstand bei pH-Messungen älteren Datums übersehen worden.

Kleine Schwankungen des pH-Wertes an der Grenze des für *Fraxinus excelsior* verwertbaren pH-Wertes (d. h. pH 5.8—7.3) können eine stärkere Reaktion in der Zuwachserzeugung verursachen. Dieser Sachverhalt ist auf den durch den Einfluss der Vegetation hervorgerufenen sauren Böden genau zu beachten, da hier nicht der nötige Kalk vorhanden ist, der eine zeitweise in saurer Richtung gehende pH-Schwankung zu mildern vermag. Bei Eckerö (Torp, Åland) z. B. hatte das vom Waldboden kommende Wasser keinen genügenden Abfluss durch Gräben, sondern es hatte eine für die Eschenwurzeln unzuträgliche Schicht im Substrat gebildet. Aus dem Obigen ergibt sich: je geringer der Kalkgehalt des Bodens ist, desto stärker muss die Neigung des Geländes sein, damit eine erhöhte Wasserzirkulation im Boden zu der Durchlüftung beiträgt und einer sonst leicht eintretenden Senkung der pH-Zahl bis zu einer dem Wachstum der Esche schädlichen Azidität entgegenwirkt. Die stark geneigten Eschenlokalitäten bei Sattula und Tiirismaa (Messilä, Lahti) und vor allem bei Pähkinämäki (Valkjärvi) zeigen, dass abnehmender Kalkgehalt durch gesteigerte Wasserzirkulation im Boden ersetzt wird. Auf ebenem oder wenig geneigtem Boden an der Nordgrenze ihres Vorkommens benötigt die Esche mehr Kalk im Boden. Dadurch wird die sonst saure Reaktion gemildert, die in dem nördlichen Verbreitungsgebiet der Esche meist zwischen pH 5.0 und 6.0 liegt und daher nur einer geringen Senkung unter 6.0 bedarf, um das Kümmeren und Absterben derselben zu verursachen. Je längere Zeit die Frühjahrskurve für die pH-Zahlen einer Eschenlokalität in der Rhizosphäre der Esche über 5.8 liegt, desto länger werden die Jahrestriebe und umso dickere Jahresringe vermag dieser Baum zu erzeugen, natürlich unter der Voraussetzung, dass die übrigen Zuwachsfaktoren günstig sind.

Die regelmässige Zunahme der pH-Zahl des Bodens im Winter und Frühjahr ist wohl auf verschiedene Faktoren zurückzuführen, z. B. eingestellte Bakterientätigkeit und reichliche Niederschläge in Form von Schnee im nord-europäischen Winter. Durch das Schmelzwasser wird die oberste Bodenschicht durchfeuchtet und die in den Büten und Stubben vorhandenen Aziditätsflecke erfahren eine Ausgleichung der lokalen pH-Schwankungen. Die höhere pH-Zahl im Frühjahr verschiebt die Bodenreaktion einige Zeit in alkalischer Richtung, wie Kalk im Boden es das ganze Jahr tut. Auf diese Weise hat die

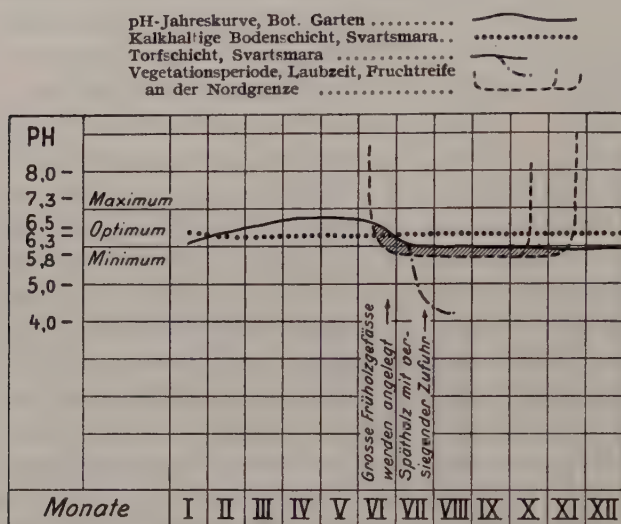
¹ F. HÅRD av SEGERSTAD (1935, S. 241) gibt für die Esche die pH-Zahl 4.0 an. Diese Zahl scheint mir mindestens eine pH-Einheit zu niedrig zu sein, wahrscheinlich weil die Messung im Sommer vorgenommen wurde, wo durch die Bakterientätigkeit die pH-Zahlen schon bis zu einem für die Esche schädlichen Wert gesunken waren.

Pflanzenwurzel zu Beginn der Vegetationsperiode in bezug auf das pH (auf den sonst im Laufe des Jahres meist sauren Böden Nordeuropas) eine günstige Ausgangsstellung für die Zuwachsverhältnisse. So findet der Eschenkeimling mit seiner kurzen Wurzel im Frühjahr beim Eindringen in den Boden von Anfang an eine höhere pH-Zahl und ausserdem freie Mineralstoffe. Zur Lösung von Nährstoffen dürfte es dagegen von Bedeutung sein, dass die Rhizosphäre eine Bodenbakterientätigkeit aufweist. Nach LUNDEGÅRDHS (1925) Untersuchungen scheint nämlich ein bedeutender Teil (bei Weizen ca. 45 %) der an der Wurzel gemessenen Atmung von Bakterien im Substrat herzurühren. Nach LUNDEGÅRDH (1925, S. 202) atmet eine im sterilen Boden wachsende Wurzel bedeutend schwächer. Aber gleichzeitig mit diesem im Sommer im Boden vorsichgehenden Atmungsprozess wird die pH-Zahl des Bodens auf einen für die Esche schädlichen Aziditätsgrad gesenkt, wenn neutralisierender kalkhaltiger Grund fehlt.

Wie hoch die pH-Zahlen steigen können und wie sie sich in einer für das Wachstum der Esche günstigen Lage (über 5.8) zu halten vermögen, beruht auf einer Reihe von interferierenden Faktoren. Die Pufferungskapazität des Bodens wirkt in hohem Grade vermindern auf die jährlichen Schwankungen ein. Wenn die chemischen Bestandteile des Bodens in einer oder anderer Form löslichen Kalk oder mit ihm vergleichbare Stoffe enthalten, liegt die jährliche pH-Kurve zwar nicht unter der für die Esche notwendigen pH-Zahl (über 5.8), aber nun steigt auch die Pufferungskapazität des Bodens und wirkt hemmend auf die Erhöhung des pH im Frühjahr. Wo das Gelände in konvergierender Richtung Schmelzwasser anhäuft und eine schnellere Wasserzirkulation veranlasst, trägt das Wasser zur Durchlüftung des Substrates und der Erhöhung des pH um die Wurzeln (in der Rhizosphäre) der Esche bei. Gleichzeitig werden die durch Verwitterung und Bodenveränderungen im Laufe des Jahres angehäuften Nährstoffe aus höheren Schichten in die Rhizosphäre gespült. Die Esche erhält daher die Nährstoffe eines grösseren Bodengebietes, als die Rhizosphäre darstellt, wie die Eschenlokalitäten auf dünner Bodenschicht (Löparö) bereits gezeigt haben.

5. Die pH-Schwankungen auf dem Standort und die pH-Forderungen der Esche. Auf Grund von Messungen habe ich eine Kurve für den jährlichen Gang des pH aufgestellt (Diagr. 4). Da die lokalen Abweichungen (in kalkhaltigem Boden) verschieden sind, ist die Kurve natürlich schematisch. Als mittlere Form der Jahreskurve habe ich ihren Verlauf auf der Eschenstelle im Botanischen Garten von Helsingfors auf Grund von Messungen in den Jahren 1935—1936 gezeichnet. Neben dieser *Hauptkurve* verläuft eine punktierte Linie, welche einer gleichmässig höheren pH-Zahl, der pH-Lage in einer Bodenschicht der kalkhaltigen Eschenlokalität

bei Svartsmara (Åland) entspricht. Zuunterst biegt eine punktiert-gestrichelte Linie für das pH 5.5—4.3 ab, die derselben Eschenlokalität und denselben Stellen der Lokalität bei Svartsmara, aber nur in bezug auf die an der Oberfläche vorkommende Torfschicht (0—70 cm) entspricht. Ausserdem ist die Wachstumsperiode der Esche und ihre untere pH-Zone, wie sie an der Nordgrenze der Esche hervortritt, wo die meisten Messungen vorgenommen worden sind, durch eine unterbrochene Linie, und zwar für die Monate VI—X angegeben, mit einer Erweiterung für die Vollreife der Frucht im November nach der Entlaubung. Wir sehen, dass die Jahreskurve für das pH im



Diagr. 4. pH-Jahreskurve in Beziehung zum pH-Anspruch der Esche nach Beobachtungen im Botanischen Garten, Helsingfors und an anderen Stellen 1935—1936, etwas schematisiert. Erklärung im Text.

Juni rasch fällt (ausser auf kalkhaltigem Boden), so dass die Esche nur kurze Zeit eine höhere pH-Zahl hat. Das schraffierte pH-Gebiet ist für die Esche in Finnland bedeutsam. Die der Wurzel zur Verfügung stehende Vegetationsperiode hat deshalb eine verschiedene Länge. Die Resultante der verschiedenen zusammenwirkenden Faktoren zeigt sich in der Stärke der Jahresringe. Einen Beleg dafür gab eine erneute Untersuchung gewisser trockener Teile der Eschenlokalität bei Löparö (8. VIII. 1936).

Löparö. Wo kalkhaltiger Untergrund die Wurzel infolge geeigneten pH in grössere Tiefe wachsen liess, war sie gerade und tiefgehend. Wenn mit grösserer Tiefe die Azidität zunahm, verzweigte sich die Wurzel nur in der Oberflächenschicht (Abb. 15). Wo auf einem im übrigen sauren Boden Kalk-

blöcke zerstreut lagen, streckte sich die Eschenwurzel ihnen entgegen und wuchs nahe um sie herum nach dem für das Wachstum der Wurzelspitzen relativ optimalsten pH-Gebiet. Waren keine solchen in bezug auf das pH einwirkenden Felsblöcke vorhanden, so drang die Wurzel in jedem Frühjahr (mit erhöhter pH-Zahl) ein Stück abwärts in die Tiefe; wenn aber im Laufe des Sommers die Azidität an dieser Stelle nach unten zunahm, wurde die Wurzel dadurch nach oben abgelenkt und wuchs eine Zeitlang in waagerechter Richtung; im nächsten Frühjahr trat eine abermalige Wurzelsenkung ein, dann wieder eine Abbiegung in horizontaler Richtung. Nach einer Reihe von Jahren hatten diese verschiedenen Wachstumsbewegungen durch den jährlichen Wechsel im pH eine zickzackförmige Linie hervorgerufen (vgl. Abb. 15). Die Eschen auf Löparö waren 3—5-jährig, der Zuwachs jedes Jahr verschieden gross, mit ungewöhnlich langen Wurzeln und unbedeutendem Stammzuwachs. Da die Hauptwurzel der Eschenpflanzen längs der Bodenfläche dicht unter dem Moos wuchs, waren die von ihr ausgehenden Verzweigungen ebenfalls in horizontaler Lage zu beiden Seiten stark »fiederförmig« gerichtet. Bei einigen Eschenpflanzen war die senkrecht wachsende Hauptwurzel absterbend, während die höher gelegenen Wurzelverzweigungen sich aufwärts in weniger saure Bodenschichten umbogen. Das pH war (am 8. VIII. 1936) auf der Eschenlokalität Löparö in der durch kalkhaltige Blöcke beeinflussten Oberflächenschicht von 0—10 cm 6.5, stellenweise war dieser Wert noch in einer Tiefe von 10—20 cm, einmal sogar von 20—30 cm anzutreffen. An der Stelle, wo die Eschenwurzel winkelförmig und »schraubenförmig« (Abb. 15, rechts) sowie stark verzweigt und an der Oberfläche ausgebreitet war (Abb. 15, Mitte), war die Bodenreaktion in 0—10 cm Tiefe pH 6.5, d. h. optimal, aber schon bei 10—20 cm 6.1. Da die Kalkblöcke Pufferung im Boden hervorriefen, sind diese Zahlen hier angeführt, obgleich sie spät im Sommer festgestellt wurden. Die Zickzackrichtung der Wurzel beruhte nicht auf fester Unterlage wie Fels, Stein oder dgl., denn eine Bohrung erwies, dass der Weg nach unten nicht versperrt war.¹

6. Übersicht und Zusammenfassung (pH des Bodens).

1) Mit der Anhäufung von Wasser, die im Frühjahr auf die Schneeschmelze folgt, solange das Bakterienleben stagniert, wird die pH-Zahl höher und für das Wachstum der Esche schon günstiger.

2) Die Esche wächst gern in gemischten Beständen mit ausgeglichenen Wachstumsverhältnissen, die ihr somit eine verhältnismässige Sicherheit

¹ »Schraubenförmige« Wurzeln bei 3—5jährigen Pflanzen von *Sorbus aucuparia*, *Betula pubescens*, *Pinus silvestris*, *Amelanchier spicata* und *Alnus incana* habe ich auch auf sehr saurem Boden in der Nähe von Jakobstad beobachtet.

gegen Jahresschwankungen im Klima und Substrat geben. Zur Ausgleichung der Zuwachsschwankungen der Esche tragen die im Boden vorhandenen alkalisch wirkenden Mineralstoffe bei, wo ein pH-Optimum leichter erreicht wird. Die verschiedene Lage dieses Optimums bei den einzelnen Holzarten ist zu beachten, da die Holzproduktion davon abhängig ist.

3) Daher werden im Kampf um den Raum diejenigen Pflanzen begünstigt, die mit der grössten und besten Pufferungskapazität gegenüber den Jahreschwankungen des pH ausgerüstet sind. Die Azidität schädigt zuerst die Wurzelspitzen und die Wurzelhaare. Daher stellt die Esche grosse Ansprüche an die Stabilität der Bodenverhältnisse, die auf kalkhaltigerem Grund mit stärkerer Pufferwirkung leichter erfüllt sind und daher eine bessere Holzproduktion der Esche gewährleisten.

4) Neben diesen primären Faktoren (Temperatur, Niederschlag und Kalk) spielen sich andere Prozesse ab, die bisweilen die pH-Jahresamplitude ganz verdecken, wie Humusbildung durch Bakterientätigkeit, Wurzelabsonderungen, Bildung von Kohlendioxyd aus organischen Resten bei Bodenatmung, selektive Absorption bei der Wurzel, Prozesse, die durch Mit- oder Gegenwirkungen in den pH-Schwankungen des Bodens Verschiedenheiten im Substrat hervorrufen. Bei diesen Prozessen werden die Eschen in positiver oder negativer Richtung beeinflusst in ihrem Streben, in einem optimalen Substrat mit pH 6.3—6.5 zu wachsen.

III. Der Fortpflanzungsfaktor.

1. Vegetative Fortpflanzung.

Die Esche ist leicht als Ausschlag zu erziehen, da die Schösslinge, die sich aus den Knospen und dem Kalluslager der Stubben zwischen Rinde und Holz bilden, rasch wachsen und die Fähigkeit der alten Wurzel zu leichter Nahrungsaufnahme dabei verwerten können. Da mittelstarke Stubben mit einem Durchmesser von 20—30 cm bis zu 10—12 Schösslingen zu bilden imstande sind, entsteht zunächst eine Menge Jungholz. Auf Åland habe ich auf einer Eschenlokalität festgestellt, wie an einer Stubbe etwa zehn Schösslinge in 5 Jahren eine Höhe von 350 cm erreichten. Im ersten Jahre werden die Schösslinge über 1 m lang, dann nimmt bei zunehmender Zweigbildung das Längenwachstum ab. Am Slemmern (in der Nähe von Mariehamn) fanden sich an derselben Stubbe 6 Stämme mit einem Durchmesser von 20 cm (Abb. 16). Die Jahresringe waren 4 mm stark und das Substrat war geneigter, feuchter, kalkhaltiger Moränenboden. In Emkarby fand ich 5 70-jährige vegetativ entstandene Stämme mit Durchmessern von 28, 28, 23, 22, 21 cm in Brusthöhe. Der

Zuwachsbohrer zeigte 50 cm oberhalb der gemeinsamen Basis des Stockausschlages ganz frisches Holz. Ein stockartiger Stamm war bei den 15 m hohen, aus Stockausschlag entstandenen Stämmen bis zu 7 m astfrei. [Der Boden hatte ein Gefälle von 5° und war beweideter Laubwiesenboden auf kalkhaltiger Moräne. Ausser der Schwarzerle und Birke drangen auch *Juniperus* und *Picea* ein.]

Sobald die alte Stubbe vermorscht, werden die zur »zweiten« Generation gehörenden Stämme meist frei stehende Bäume. *Oft besteht jedoch der Zusammenhang in Form eines zerbrochenen Ringes teilweise weiter fort*, wenn die Schösslinge in der Mitte aus Mangel an Wuchsraum absterben und die peripherischen sich ausbreiten. Ein solcher Ring¹ von Eschenindividuen, der sich im Verlauf mehrerer »Schösslingengenerationen« von einer ursprünglichen Stubbe aus entwickelt, zeigte auf Åland (Kumlänge, Seglinge, Västra Hettorna) einen Durchmesser von 2.3 m (Abb. 17).

Eine Kappung oder Ausästung in 2 m Höhe wird oft in der Schärenhofzone von Åland alle vier oder fünf Jahre zur Gewinnung von Viehfutter vorgenommen. Ein solcher, etwa 120 Jahre alter Baum war auf Åland (Lemland, Nätö) 1929 gekappt worden und hatte im folgenden Jahre 48 fast gleich hohe Schösslinge in kugelförmiger Anordnung gebildet. Der längste von ihnen mass 193 cm und hatte 19 Knospenpaare. Bei der Kappung wird der Baum jedoch an der Schnittstelle leicht von Fäule befallen, die sich rasch abwärts ausbreitet. Auf diese Weise entsteht eine kugelförmige Wuchsform der Esche, die dem natürlichen Habitus derselben nicht entspricht (Abb. 18). So wird die Wuchsform der Eschenstämme durch wiederholte Ausästungen in verschiedener Weise verdorben. Solche Eschen umsäumen oft die Schärenstrände auf Åland und bilden stellenweise die einzige Eschenvegetation, von der allerdings lange Zeit vegetative Verjüngung oder Fortpflanzung durch Samen ausgehen kann.

Auch bei liegenden Eschen geht infolge des Zuwachses eine lebhafte Schösslingbildung vor sich, wie eine Reihe von Versuchen beleuchtete, indem ca. 60 cm hohe Eschenpflanzen durch Umbiegen in waagerechte Lage gebracht wurden. Schon vier Jahre später ergaben die Resultate eine positive Entscheidung (Löparö, 8. VIII. 1936). Die beim Umbiegen aufwärts gewandten Seitenknospen waren nun nach oben getrieben und hatten neue relative Hauptsprosse ohne Spuren plagiotropischen Charakters gebildet. Über den umgebogenen Hauptstamm war nach zwei Jahren Moos gewachsen, und aus der Rinde der nach unten gekehrten Seite des Stammes hatten sich 1936

¹ Ein derartiger Ring heisst im Schwedischen »runna«, ein Wort, das in den nordischen Sprachen einen vegetativen Zuwachs in zentrifugaler Richtung von der Mutterpflanze bedeutet. Ausführlicheres über den »runna«-Zuwachs bei *Corylus*, *Antennaria dioica* u. a. bei PALMGREN (1915—1917, S. 100, Literatur S. 150).

Adventivwurzeln gebildet (Abb. 19). Hätten die Eschenschösslinge in Ruhe wachsen können, so hätten sich die jungen relativen Hauptsprosse wahrscheinlich nach dem Absterben des Hauptstammes zu neuen selbständigen Stämmen entwickelt. Vegetative Vermehrung ist zu empfehlen, da die Esche reichlichen Stockausschlag bildet. Hierbei wird die Lebenskraft der alten Wurzeln ausgenutzt. Die Jahresringe werden dann von Anfang an grösser und mittels Verjüngung durch Ausschlag werden gegenüber der Samenverjüngung ungef. 10 Jahre gewonnen.

2. Sexuelle Fortpflanzung.

1. Blüten. Hinsichtlich der Blütenstellung sei zunächst darauf hingewiesen, dass innerhalb der Gattung *Fraxinus* bei der Sektion *Ornus* (Neck.) D C. die Blütenstellung terminal ist, während sie bei der Sektion *Fraxinaster* D C. lateral ist. Diese Sektion hat nach LINGELSHEIM (1907) während des stammesgeschichtlichen Verlaufes verschiedene Entwicklungsstadien durchgemacht und sich in der Weise entwickelt, dass die Hauptachse nur im Dienste der Assimilation steht, während die reproduktiven Sprosse als kurze blattlose Bildungen aus den Blattachseln des vorhergehenden Jahres erwachsen. Die Sprödigkeit der floralen Sprosse bewirkt, dass sie nach beendeter Blütezeit schnell abfallen und dass nur eine kleine Narbe später auf frühere Blütenbildung hinweist. Bei der weiblichen Infloreszenz kann jedoch nach der Pollination und Fruchtbildung der in den Fruchtsielen und Früchten sich vollziehende Verholungsprozess zur Ausbildung harter, büscheliger Stilteile führen, die bisweilen noch 8—9 Jahre nach der Blütenbildung vorhanden sind und daher leichter die Geschlechtsmerkmale des Baumes angeben. Ausser dass die floralen Sprosse während des phylogenetischen Entwicklungsverlaufs aus der ursprünglichen terminalen Lage an die Stelle der axillaren Knospen in der Blattachsel des vorhergehenden Jahres verschoben worden sind, ist auch eine Reduktion der Blütenhülle vorsichgegangen, so dass *Fraxinus excelsior* völlig hüllenlos ist und auch hinsichtlich der Befruchtungsteile so grosse Veränderungen durchgemacht hat, dass die Individuen in den extremsten Fällen eingeschlechtig werden. LINGELSHEIM (1907) weist darauf hin, dass die schrittweise Reduktion durch ganz bestimmte systematische Untergruppen gekennzeichnet wird, die somit den stammesgeschichtlichen Weg andeuten. Atavistische Rückfälle von der jüngeren zu der älteren Gruppe sind oft nachgewiesen worden. Ausser LINGELSHEIM hat K. JOHANSSON (1915) einige Beispiele von Phyllomorphie bei *Ulmus*, *Acer* und *Fraxinus* angeführt. Es handelte sich im letzteren Falle um zwei angepflanzte Eschen in Visby, die eine männlich, die andere hauptsächlich mit zweigeschlechtigen Blüten. Bei der ersteren sind

die beiden obersten Axillarknospen ziemlich häufig gemischte Knospen. Aus ihnen entwickeln sich nämlich Sprosse, die im oberen Teil vegetativ sind, aber in den 2—4 unteren Achseln männliche Blütenstände tragen. Nach dem Abfallen der Blüten setzt der Spross seine Entwicklung vegetativ fort. Dies ist dagegen nicht bei den in entsprechender Weise angelegten Sprossen des hermaphroditischen Exemplares der Fall. Denn schon bevor die Früchte reifen, zeigen die Blätter Zeichen des Absterbens. JOHANSSON führt ausserdem an, dass einige jüngere hermaphroditische Bäume in Südschweden sich etwas verschieden verhielten. Durch Beschneiden war die Zweigbildung beschleunigt und wahrscheinlich auch das Blühen beeinflusst worden. In einem Fall war der obere Teil des vegetativfloralen Sprosses ausschliesslich vegetativ und so stark, dass der Spross offenbar den Fruchtausatz überlebt hätte, wenn der Baum nicht vorher gefällt worden wäre. Ähnliche Störungen habe ich auf Åland (Brändö) beobachtet. Ebenso stimmen meine Untersuchungen mit dem von JOHANSSON (1915) und WYDLER (1860) hervorgehobenen Sachverhalt überein, dass die meisten Sprosse rein floral sind, so dass nur zwei oder drei Laubblätter in der Mitte des Sprosses vorhanden sind, diese aber infolge der Entwicklung der Früchte im Wachstum zurückbleiben. Diese schwachen Sprosse fallen in Übereinstimmung mit der Natur der Blüten sprosse nach einer Vegetationsperiode ab.

Die Blütenstände gehen meist nur aus den oberen Blattachseln des vorhergehenden Jahressprosses hervor und schliessen mit einer Endblüte ab. Der Blütenstand weist zwei seitliche niederblattähnliche Vorblätter und Deckblätter auf. Dann folgen Hochblätter, die bisweilen die Form kleiner Laubblätter annehmen. Sie bleiben eine Zeitlang sitzen und schützen durch Einrollen die Blütenrispen in der ersten empfindlichen Zeit. Nachdem die Blütenrispen ausgewachsen sind, fallen die Blätter ab. Aus den zwei Vorblattachseln treiben die beiden längsten Zweige der Blütenrispe, die bei den weiblichen Blüten bis 8 cm, bei den männlichen halb so lang sind. Die kleinen Zweige der Rispe wachsen aus und entfernen sich somit von der relativen Hauptachse ebenso wie diese von dem zugehörigen Deckblatt.

Im Sommer 1930 und 1931 habe ich auf Åland Beobachtungen über den Einfluss des Frostes auf die Geschlechtsverteilung bei *Fraxinus excelsior* angestellt. Diese Aufgabe ist jedoch sehr schwierig, denn man übersieht leicht auf hohen Bäumen die kleinen Einzelheiten des Blütenstandes.

Dass der Blütenbau und die Verteilung der beiden Geschlechter innerhalb der Pflanzenwelt ein verwickeltes Problem ist, geht schon aus der älteren Literatur hervor.¹ Für *Fraxinus excelsior* können kaum sichere Beweise auf

¹ Die 10 Gruppen verschiedenartiger Geschlechtsverteilung bei *Fraxinus excelsior*, die SCHULZ (1892) erwähnt, sind von A. LINGELSHEIM (1907) übernommen worden. WANDA KRZYŻKIEWICZÓWNA (1928) ist in ihrer Untersuchung

statistischem oder experimentellem Wege beigebracht werden, doch scheint mir die Esche zunächst als eine Population anzusehen zu sein, die durch Kreuzung nahestehender »Rassen« entstanden ist mit dem Ergebnis, dass sie in der Geschlechtsverteilung zwischen dem männlichen und weiblichen Geschlecht mit vielen Stufen von Intersexualität schwankt. Ungewöhnlich hohe »aneuploide« Grundzahlen sollen sich nach TRISCHLER (1935, S. 25) bei *Fraxinus excelsior* finden. Vgl. auch GOLDSCHMIDT (1928, S. 263, 502).

2. Die Bestäubung. Während die Blüte in Südeuropa Ende März—Anfang April und in Mitteleuropa Anfang April eintritt, wird sie auf Åland fast 2 Monate, d. h. bis Anfang Juni, verschoben. Der Umstand, dass verschiedene Individuen von *Fraxinus excelsior* zwischen männlichem und weiblichem Geschlecht als äussersten Polen (mit mehreren labilen Abstufungen von Intersexualität) zu schwanken scheinen, ist von grossem Interesse, weil bei einzeln wachsenden Bäumen Pollination eintritt¹ jenachdem, ob beide Geschlechter in einem solchen Abstand voneinander vertreten sind, dass Pollination bei den herrschenden Windverhältnissen möglich wird, oder nicht. Die

»Przyczynek do morfologii i anatomji jesionu« (Matériaux pour la morphologie et l'anatomie de *Fraxinus excelsior*) wohl zu einer zahlenmässigen Vereinfachung des Problems gekommen. Sie schreibt S. 16—17: »Ce qui concerne les rapports du territoire polonais, mon travail présente une première notion. Parmi 352 arbres du genre *Fraxinus excelsior* j'ai trouvé 5 modes de division de sexes, en comptant 336 à la var. *typica*, pour laquelle il n'existe que 4 modes de division de sexes. Notamment: 36 % se rapporte aux arbres avec des inflorescences exclusivement aux fleurs femelles, 33 % avec les inflorescences aux fleurs mâles, 4.8 % avec des inflorescences aux fleurs hermaphrodites et 26.2 % avec des inflorescences mixtes aux fleurs femelles et aux fleurs hermaphrodites. (Le cinquième mode de division de sexes, notamment la présence des inflorescences aux fleurs hermaphrodites + femelles + mâles, j'en ai constaté qu'à *Fraxinus excelsior* var. *aurea*).

Les données quantitatives mentionnées ci dessus permettent de déduire une conclusion, qu'on peut considérer *Fraxinus excelsior* comme une plante d'origine aux fleurs hermaphrodites, qui est en voie de se transformer en plante dioïque, ce qui est sans doute en rapport avec l'anémophilie secondaire de *Fraxinus excelsior*»

¹ A. WAHLGREN (1914, S. 658) macht einzelne Angaben über die Esche und stellt fest, dass ihre Fruchtbildung im Alter von 30—40 Jahren eintritt. Ich habe jedoch auf Åland gefunden, dass die Esche in Felsspalten auf stark besonntem Standort ausnahmsweise schon in einem Alter von 16 Jahren Früchte bildet. Die Eschen waren ca. 2 m hoch und hatten 20 cm über dem Boden einen Durchmesser von ca. 3—3.5 cm. Die Anzahl der Früchte war gering, etwa 10 auf jedem Baum. Die Wuchsstelle der Eschen stark besonnt in einer Felsenspalte zwischen erhitzten flachen Felsen; gut abgeschildert gegen den Wind durch hohe Bäume (Brändö, Ål). Nach HUSTICH (1940, S. 40) sind ja auch 10 cm hohe Kiefern an der N-Grenze dieser Holzart in Lappland blütenbildend.

vorherrschenden Frühjahrswinde bestimmen die Flugrichtung der Pollenkörner. Es ist anzunehmen, dass die vorherrschenden S—N-Winde im Frühjahr auf Åland die Pollenübertragung längs der süd-nördlich gerichteten Täler begünstigen, in denen die Esche in Mischbeständen wächst, bevor das Laubwerk der übrigen Bäume hindernd dazwischen tritt.

In Nordeuropa wird die Blütenbildung durch Frost und Gallmilben erschwert. Bei einzeln stehenden Bäumen wird ausserdem die Pollination durch ungünstige Windrichtung verzögert. Daher scheint die Pollination bei verschiedenen Bäumen und sogar verschiedenen Teilen ein und desselben Individuums wie auch innerhalb ein und derselben Infloreszenz sehr ungleichmässig vor sich zu gehen. Bei ungleichmässiger Bestäubung können die zuerst bestäubten Stempel durch das dann einsetzende gesteigerte Wachstum der Fruchtwand alle Nahrung an sich ziehen, welche die Gefässbündel zu geben vermögen, während andere, später bestäubte Stempel korrelativ in ihrem Wachstum gehemmt werden. An vereinzelter Bäumen überall in der weiten Inselwelt Ålands habe ich gleichzeitig alle Übergangsstadien, und zwar innerhalb derselben Infloreszenz, von eben eingetretener Pollination bis zu Halb- und Vollgrösse der Fruchtwand beobachtet.

Die Pollenkörner der Esche haben verschiedene Grösse. LINGELSHIM (1920, S. 4) gibt eine Dimension von 25—27.5 μ an. Da die Übertragung der Pollenkörner durch den Wind bewirkt wird, ist der Abstand und die Lage der Bäume von grösster Bedeutung. Dieser Abstand wurde von mir bei einzeln stehenden Bäumen bestimmt; er betrug in gewissen Fällen *einige Zentimeter, 10—20 m und 1 km*.

Nahdistanz (einige Zentimeter bis Dezimeter). In der Regel entwickelt sich bei der Esche nur ein Embryo. Beim Gehöft Eskeli (5 km östlich vom Vääksy-Kanal in Südfinnland), wo ich Untersuchungen vornahm, wuchsen 8 Bäume auf dem Hofplatz. Sie standen nebeneinander; die Zweige eines weiblichen und des nächststehenden männlichen Baumes waren ineinander gewachsen. Hier, wo sich die Ergebnisse der Überpollination in einem Abstand von einigen Zentimetern gut beobachten liessen, entwickelten sich in der Frucht mehrere Embryonen. Die aufs Geratewohl genommenen Früchte gaben folgendes Resultat hinsichtlich der Anzahl der in der Frucht entwickelten Embryonen: 72 % einen Embryo, 25 % zwei Embryonen, 3 % drei Embryonen.

Die Entwicklung mehrerer Samenkörner in einer Frucht beruht also auf der Möglichkeit zu reichlicher und gleichzeitiger Überpollination; die an der abgekehrten Seite des weiblichen Baumes gesammelten Früchte hatten dagegen nur einen ausgebildeten Embryo.

Mitteldistanz (10—20 m). Wo die männlichen und weiblichen Individuen der Esche nur durch einen Baum von anderer Holzart getrennt sind, wird

die Entfernung ca. 10—20 m. Ein solcher Fall sei hier von Åland (Lemland, Slätholmen) näher gemustert. Eine Esche zeigte reichliche Fruchtbildung. Aus einer einzigen Stammknospe wuchsen 9 Rispensteile mit folgender Anzahl Früchte (Tab. 40).

Tabelle 40. Pollinationsergebnisse bei einer Esche in Mitteldistanz (Lemland, Åland).

	Bestäubte Stempel	Unbestäubte Stempel	Insgesamt
1) Teil einer Rispe mit	16 St.	0 St.	16 St.
2) » » » »	34 »	1 »	35 »
3) » » » »	112 »	4 »	116 »
4) » » » »	135 »	0 »	135 »
5) » » » »	160 »	5 »	165 »
6) » » » »	132 ¹ »	1 »	133 »
7) » » » »	76 »	8 »	84 »
8) » » » »	64 »	0 »	64 »
9) » » » »	99 »	8 »	107 »
	828 »	27 » = 3.16 %	855 »

Die Anzahl der Früchte war somit gross und die Pollination genügend, trotzdem der nächste männliche Baum sich in einer Entfernung von 10—20 m befand; wahrscheinlich ist dieses gute Ergebnis auf die Windrichtung zurückzuführen.

Fernndistanz (1 km). Bei langen Strecken wird je nach den Windverhältnissen die Bestäubungsmöglichkeit unsicher oder die Pollination unterbleibt ganz. Auf einer einsamen Insel auf Åland z. B. waren bei einer vereinzelter weiblichen Esche nur wenige Stempel zur Entwicklung gekommen. Der nächste männliche Baum stand in einer Entfernung von 1 km auf einer anderen Insel. Vgl. PALMGREN (1912, S. 131) betreffs der Pollinationsdistanz (höchstens 10 m) bei *Hippophaë rhamnoides*.

3. Die Frucht. Nach der Bestäubung entwickelt sich der Fruchtknoten rasch. YOSHII (1925) unterscheidet bei der Fruchtreife der *Pharbitis*-Samen drei Stadien: Vor-, Grün- und Vollreife. Bei *Fraxinus excelsior* sind diese drei Stadien gut zu unterscheiden.

Die *Vorreife* umfasst die Entwicklung der holzigen Fruchtwand und der Gefässbündel. Bei Übertragung von Pollenkörnern tritt in dem weichen,

¹ Hier fanden sich an Stelle von 1 Fruchtknoten + 2 Staminodien 3 entwickelte Fruchtknoten an der Spitze.

saftigen Stempel eine lebhafte Tätigkeit ein. Während die unbestäubten in ihrer Entwicklung stehen bleiben, werden die bestäubten durch reiche Nahrungszufuhr infolge rascher Ausbildung der Gefässbündel begünstigt. In Südfinnland, wo die Bestäubung Ende Mai oder Anfang Juni vorsichgeht, geschieht die Vorreife der Fruchtwand hauptsächlich in den 3—4 folgenden Wochen, während die Samenanlagen noch unausgebildet sind. Mit dem Verholzungsprozess in der Fruchtwand nimmt ihr innerer Hohlraum feste Form an.

Die *Grünreife* beginnt nach der Befruchtung mit der schnellen Entwicklung der Samenanlage, die sich nun nach allen Richtungen ausdehnt und die lange und platte Gestalt des Hohlraumes annimmt. Es kommen zwei oder ausnahmsweise mehrere Fruchtblätter in der Frucht vor und 3—4 Samenanlagen, von denen meist nur eine sich entwickelt.

Am 15. VII. 1931 untersuchte ich in Mariehamn, Åland, den Entwicklungsverlauf der Frucht. Dabei stellte sich heraus, dass die Eschenfrüchte durchschnittlich folgende Masse hatten (25 Messungen):

Länge des Fruchtsieles	7 mm
» der Frucht ohne Stiel	42 »
Breite » » an der breitesten Stelle (Form lanzettlich)	8 »
Dicke » »	1 »
Spiraldrehung der Frucht um ihre Längsachse	90°
Länge der zuwachsenden Samenanlage.....	5 »
Dicke » » »	1 »
Die übrigen Samenanlagen in derselben Frucht waren unentwickelt.	

Auf Åland und in Südfinnland kommt bei ausgewachsenen Eschen auf trockenen Hängen reichliche Fruchtbildung vor, bisweilen jedes oder jedes zweite Jahr.

Das *Stadium der Vollreife* beginnt, sobald die Samenkörner den Hohlraum der Frucht ausfüllen. Die zuletzt bestäubten und daher schwach entwickelten Früchte scheinen keinen tauglichen Samen zu liefern. Eine anscheinend reiche Fruchtbildung kann somit infolge ungleicher Grösse der Früchte in gewissen Jahren ziemlich wertlos sein. Bei starkem Wind werden auch die Früchte leicht abgeschüttelt. In Westdeutschland (Frankfurt a. M.) scheint die Blüte nach ZIEGLER (1891) Mitte April einzutreten; in Finnland geht sie Ende Mai oder Anfang Juni vor sich. Daher reift der Samen an der Nordgrenze erst im November. Da dann aber die Blätter stellenweise schon abgefallen sind, übernimmt die Frucht in der letzten Zeit selbst die Assimilation. Wo sich 2 oder 3 Samen in derselben Frucht fanden, war ihr Volumen gleich gross wie das Volumen einzeln auftretenden Samens. Die Länge (42 mm) und Breite (9 mm) der Frucht war die gewöhnliche länglich schmale, der Samen betrug mehr als die halbe Fruchtlänge (7. VIII. 1935 bei Eskeli, Südfinnland).

Mit der Vollreife nimmt die Frucht eine immer härter werdende holzige Hülle an. Durch den Wind werden im Spätherbst und Winter die reifen Früchte abgelöst. Bisweilen erfahren die Fruchtstiele eine so starke Verholzung, dass sie den Winter über bis zum folgenden Jahre sitzen bleiben (Mariehamn, Vårdö, Valkjärvi).

4. Form und Bau der Frucht. Ausser der ovalen Fruchtform kommt ausnahmsweise auch die umgekehrt eiförmige und die gleichbreite Form vor. Die beiden letztgenannten werden hier erwähnt, weil sie die äussersten breiten und schmalen Grenzformen einer Reihe von 24 ineinander übergehenden Fruchtbildungsformen darstellen, die ich in verschiedenen Museen und bei Exkursionen im Verbreitungsgebiet der Esche festgestellt habe. Ohne Zweifel liegen verschiedene genetische Eigenarten vor. In modifizierender Richtung wird die Fruchtform ausser durch die früh oder spät eintretende Bestäubung bei den Früchten der aus einer Knospe hervorgegangenen Risse auch durch die Menge bzw. den Mangel an Nährstoffen beeinflusst.¹

Keimfähiger Samen, der im Herbst gesammelt und gleich in feuchtem Boden aufbewahrt wird, keimt teilweise im folgenden Jahre. Verspätung tritt ein, wenn der Boden so stark vergrast, dass die Samen keinen Kontakt mit der Bodenfeuchtigkeit haben. Da Wühlmäuse gern die Samen fressen, müssen diese bei Kulturen in geeigneter Weise feucht im Boden aufbewahrt und im nächsten Jahr ausgesät werden. Das 1000-Korngewicht des Samens hält sich nach WAHLGREN (1914) zwischen 65—75 g. Die Keimfähigkeit beträgt meist 50—60 %, die Keimdauer 1—3 Jahre (WAHLGREN).

5. Die Fruchtausbreitung. Die Eschenfrüchte werden durch den Wind und das Wasser verbreitet. In Südfinnland sind sie stark spiralig. An

¹ PIROTTA (1883) weist darauf hin, dass die Frucht bei den Oleaceen der gleichen Art nach der Anzahl der zur Entwicklung gekommenen Samen in der Grösse variieren kann. Hinsichtlich der inneren Fruchtform vgl. PIROTTA (1883), G. KRAUS (1866).

Das mandelfarbig-hellblaue *Endosperm* ist reichlich entwickelt und befördert den Zuwachs der Keimpflanzen. Die äussere Zellreihe ist dickwandig schützend, die innere dünner.

Der *Embryo* ist fast immer gut entwickelt und erreicht $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{1}$ der Länge des *Endosperms*. Er enthält nach PIROTTA (1883) schon Keimblätter mit Palisadenparenchym und prokambialen Strängen und eine Wurzelanlage mit den von HANSTEIN erwähnten drei meristemartigen Zonen an der Spitze; in den höheren Teilen sind Markzylinder, ein prokambialer Gefässring und ein Rindenparenchym bereits ausgebildet. Auch der Embryo hat insbesondere in den Keimblattzellen reichlich Öl und Aleuronkörner. Die chemische Zusammensetzung gewisser Samen von Waldbäumen, auch von *Fraxinus excelsior*, ist bei L. JAHNE (1881) angegeben.

sonnigen Standorten können sich die Früchte um 180° drehen, während unter gewöhnlichen Verhältnissen die Drehung 90° beträgt. Da die Frucht länglich, abgeplattet und an dem einen Ende schwerer ist, funktioniert sie durch ihre Spiralgigkeit wie ein Schraubentriebflieger. Die Frucht wird daher nach G. E. MATTEI (1902) durch den Wind in der Schwebe gehalten. Wie weit der Wind die Frucht zu führen vermag, beruht auf der Stelle, Höhe des Baumes und der Windstärke. Meine Untersuchungen bezogen sich auf einzelnstehende Bäume, so dass die Ausbreitungsdistanz sicher festgestellt werden konnte. Zur Bestimmung derselben habe ich folgernde Untersuchungen vorgenommen.

Nahdistanz. Jomala (Åland). S-Wind hatte die Früchte 125 m weit nach N geführt. Wenn die Früchte in weichen Schnee fallen, bleiben sie liegen und werden gegen den Boden gedrückt, wo sie im Frühjahr keimen, wenn die Stelle geeignet ist.

Ferndistanz. Hogland, felsige Landspitze Maahelli. Eine einzeln stehende, stark geneigte und gedrehte Esche von 1.5 m Höhe und 7 cm Durchmesser ist offenbar aus Samen entstanden, der sich über die Schneekruste vielleicht aus dem nächstgelegenen Eschenstandort, dem Dorf Kiiskinkylä, nach dort verbreitet hat (12 km Windweg). Diejenigen, die auf gefrorenen Schnee oder Eis fallen, können weit weggeweht und mit dem Wasser an ein weit abgelegenes Ufer geführt werden.

Mit dem Hochwasser werden Eschenfrüchte auch zwischen dem Tang am Meeresufer abgelagert und finden dort mit steigender Landhebung einen ausgezeichneten Standort, wie die Beispiele von Åland zeigen. Bei Önningsby z. B. lagen die an Land gespülten Eschensamen (17 St.) unter Schnecken- schalen zwischen Strandgras; auf Ramsholm (Jomala) keimten sie auf bloss- em Uferton bei pH 7.0—7.2, wurden aber durch Hochwasser, Schnee- und Eis vernichtet.

6. Die Keimungsbedingungen. Die Keimungsbedingungen sind recht verschiedenartig. Wo die Früchte auf Stein- und Felsenunterlage fallen, vertrocknen die Keimlinge oder führen ein kümmerndes Dasein. Trockener Sandboden ohne die ständig notwendige Oberflächenfeuchtigkeit ist ebenfalls ungeeignet. Die Meeres-, See- oder Flussufer mit ihrer grösseren Wasserzirkulation bieten den Wurzeln der Esche dagegen ein besseres Substrat. Am Basalteil der Frucht werden die beiden Fruchtblätter durch das Schwellvermögen des Samens gespalten. Das reichliche Endosperm beschleunigt die Keimung, so dass die Eschenkeimlinge noch auf Böden mit pH 5.5 wachsen, wie das Beispiel von Granö (Brändö, Åland) zeigt.¹ Die weitere Entwicklung

¹ Bei *Fraxinus excelsior* liegt der hypokotyle Stammteil oberhalb der Erdoberfläche und wird häufig durch die Schneedecke etwas spiralig gebogen. Bei meinen Messungen wies der hypokotyle Stammteil oft verschiedene Länge

der Eschenkeimlinge geht dann in Übereinstimmung mit den Standortverhältnissen vor sich. Da die Primärblätter an den Rändern dünner und durchscheinender als die Schattenblätter sind, geschieht die Assimilation mit diesen. Mittels dieser lichtempfindlichen dünnen Blätter ist die Esche imstande in der dunklen Bodenschicht mit den anderen Pflanzen zu konkurrieren. Zwischen *Rosa*- und *Juniperus*-Sträuchern haben die Eschenpflanzen Schutz vor Tieren. An solchen Stellen pflegen sie auch volldeckend aufzutreten, ebenso auch an geschützten Stellen am Fusse von Felsen, wo Steinblöcke und Zäune ihnen Schutz bieten.

IV. Die biotischen Faktoren.

1. Die Esche in Konkurrenz mit anderen Pflanzen. In der Artzusammensetzung der endgültig entwickelten Pflanzenformationen macht sich keine nennenswerte Veränderung mehr geltend. Nur bei Störung in den Vegetations- und Standortverhältnissen ist eine entsprechende Verschiebung der Artzusammensetzung zu erwarten. Auf Åland werden neue Standorte geschaffen durch die *säkulare Landhebung* und durch *Eingriffe von Tier und Mensch*, um nur zwei sehr wichtige Umstände hervorzuheben. Wenn die Esche auf Landhebungsböden gegen das Ufer vordringt, ist ausser der Feuchtigkeit und dem Nährstoff des Substrats auch die höhere Luftfeuchtigkeit von Bedeutung, welche die Extreme des Mikroklimas dämpft, was in der empfindlichen Zuwachsperiode der Esche von Bedeutung sein kann.

Günstige Bedingungen ähnlicher Art wie auf Åland sind auch in den Gegenden nördlich des Ladogasees vorhanden. LINKOLA (1931) hat bei der Beschreibung der Vegetationsschwankungen in diesen Gegenden das Vorkommen von Dolomit als Ursache des kalziphilien Einschlages in der mesotrophen Vegetation nachgewiesen und gezeigt, wie die schmalen Gürtel längs des Ladoga Ausbreitungswege für eutrophe Pflanzen landeinwärts nach NW und N bedeuteten, während das grosse Oligotrophmassiv für die Ausbreitung anspruchsvoller Pflanzen in postglazialer Zeit ein Hindernis war.¹

(4.4—5.5 cm) auf. Schraubenförmige oder undulierte Wurzeln kommen meines Wissens, wie schon erwähnt wurde, auch bei anderen Bäumen auf sehr sauren Böden vor, wo der Wurzelzuwachs der Jurgpflanzen im frühen Stadium bedroht ist. Betreffs der Wurzelkrickung der Birke s. BÜSGEN (1927, S. 263).

¹ R. L. PRAEGER (1908) gibt ein Beispiel aus Irland für die Konkurrenzbedingungen gewisser Pflanzen. In einem Walde wuchsen *Quercus pedunculata* und *Fraxinus excelsior* zusammen in herrschender Stellung. PRAEGER meint nun, dass die Eiche der Esche den Vorrang umso mehr streitig macht, je mehr der Humus sich anreichert und der Kalk ausgewaschen wird. Auf derartigen Standorten zieht sich die Esche in feuchtere und daher bessere Kampfstellungen zurück.

In Nordeuropa sind meist nur die Meeresküste, Uferränder und Abhänge gute Eschenstellen. Die Abhänge sind an der Nordgrenze der Esche in Finnland selten so gross, dass sie wie in den Alpen soviel Feuchtigkeit und Nahrung ansammeln, wie die Esche verlangt. Auf Åland dagegen finden sich in grosser Ausdehnung nährstoffreiche Strände mit guten Wachstumsverhältnissen, und zwar wegen der allgemein vorhandenen kalkhaltigen Beschaffenheit des Bodens der durch die säkulare Landhebung hervorgerufenen neuen Wuchsstellen.¹ Aber auch dort tritt infolge der Landhebung eine Auslaugung der höher liegenden Stellen ein, so dass die Konkurrenz sich mit der Zeit verändert.

Genetische Konstitution und Konkurrenztauglichkeit. Die Beobachtungen über die Pflanzenverteilung erhalten eine neue Beleuchtung durch TISCHLERS (1935) und ROHWEDERS (1936) Untersuchungen betreffend die Bedeutung der Polyploidie für die Anpassung der phanerogamen Pflanzen (auf kalkhaltigem Boden) in Schleswig-Holstein. Einige kurze Stichproben seien hier nach ROHWEDER angeführt, weil sie gute Möglichkeiten zum Vergleich mit den von mir untersuchten Eschenstandorten geben:

1. *Elbmarschen*, kalkhaltig. Artensumme 79, davon 54 polyploid, 7 poly- und diploid, 3 diploid und 15 genetisch unbekannt. Wenn man die 7 in verschiedener genetischer Konstitution hervortretenden Arten zu den polyploiden rechnet, sind 61 Arten polyploid und nur 3 diploid (4.9 %). Da ROHWEDER annimmt, dass die 15 genetisch unbekannten nach einem ähnlichen Prozentsatz polyploid seien, erhält er nach einer derartigen Wahrscheinlichkeitsrechnung günstigstenfalls als prozentuales Verhältnis zwischen polyploiden und diploiden 95:5, ungünstigstenfalls (wenn die 7 genetisch verschiedenen Arten zu den diploiden gerechnet werden usw.) 83.5 % polyploide und 16.5 % diploide Arten.

2. *Wapelfelder Moor*, geringerer Kalkgehalt als bei dem vorhergehenden Standort. Artensumme 113, davon 66 polyploid, 5 poly- und diploid, 18 diploid und 24 in dieser Beziehung unbekannt. Wenn man die genetisch unbekannten Arten zu den polyploiden rechnet, gibt die Wahrscheinlichkeitsrechnung (wie oben) günstigstenfalls polypl.: dipl. = 79:21 %.

3. *Das jüngste Neuland am Wattenmeerrand*, wo das Salzwasser mehrere Male im Jahre den Boden überspült, wies 38 % polyploide und 62 % diploide Arten auf.

4. *Auf ausgewaschenem Sand der alten Geest auf Amrum*. Artensumme 30. Polyploid 6, polyploid und diploid 2, diploid 20, unbekannt 2.

¹ Kalk beschleunigt die Wachstumsgeschwindigkeit, bewirkt in der im Norden kürzeren Vegetationsperiode frühere Reife und erhöht die pH-Zahl auf den für die Esche optimalen Wert, was sonst nur auf einzelnen steilen Abhängen mit reichlicher Wasserzirkulation eintritt (Eschenlokalität bei Pähkinämäki, Valkjärvi).

Die Kampftauglichkeit auf verschiedenartigem Boden scheint sich nach ROHWEDER somit z. T. auf verschiedene genetische Konstitution zu gründen. Die Di- bzw. Polyploidie ist deshalb von mir bei der Aufstellung der Tabellen der Bodenvegetation der Esche und zwar in erster Linie in bezug auf die Keimpflanzen der Esche beachtet worden.

Die diploide Esche wächst in einer pH-Lage von 5.8—7.3, mit dem Optimum bei ca. 6.3—6.5. Für die Esche (hinsichtlich des pH) geeignete Bodenarten kommen an manchen Stellen im Verbreitungsgebiet der Esche vor. Solche Bodenarten mit *optimalem pH* finden sich in grosser Ausdehnung besonders auf kalkhaltigen Böden, wobei die Strandzonen oft als besonders gute Standorte angegeben worden sind. Auf Åland liegen diese Strandzonen infolge der noch vorsichgehenden säkularen Landhebung zwischen zwei bisweilen nahe zusammengedrängten edaphischen Grenzlinien, nämlich zwischen der litoralen Zone des Meeresufers auf der einen und dem ausgewaschenen Wiesen- oder Grasboden an dem oberen Rande von Hängen auf der anderen Seite [z. B. die Eschenlokalitäten auf Lillholmen (S. 98) und am Slemmern (S. 119)]. Auf Torfböden mit kalkhaltigem Untergrund findet die Eschenwurzel den passendsten pH-Wert in der *Kontaktzone* zwischen der Humusschicht und dem darunter liegenden kalkhaltigen Mineralboden (z. B. die Eschenlokalität bei Svartsmara S. 162). Auf kalkarmem Substrat ist die Esche gezwungen, in der im Frühling durch günstigeres pH gekennzeichneten obersten Schicht zu wurzeln, wie z. B. die Eschenlokalitäten auf Löparö (S. 142), Tvärminne (S. 153) und Pähkinämäki (S. 90) zeigen. Am besten eignen sich dann zu Eschenlokalitäten mit Bezug auf die im Frühling begünstigte pH-Schicht die stärker geneigten Hänge; insbesondere gilt dies an der Nordgrenze der Esche.

Wenn solche Bedingungen, wie sie im vorigen berührt wurden, auf den Stellen, wo die Eschenfrüchte zu Boden fallen, vorhanden sind, kann die Esche edaphisch gesehen einen günstigen Standort finden. Hier werden indessen auch manche andere Arten begünstigt, so dass zu beachten ist, dass gerade auf diesen Böden die di- und polyploiden Arten in der Bodenvegetation der Esche einer besonders scharfen Konkurrenz unterworfen sind. Aus diesem Grunde sind die Pflanzenverzeichnisse (Tab. 13—16, 19—20, 23, 25—26, 28, 30—31) beigegeben, um zu zeigen, welche verschiedenen Arten mit den Eschenkeimlingen konkurrieren und gegebenenfalls den spontanen Nachwuchs der Esche auf einer bestimmten Stelle hemmen können. Was die weiter entwickelten Eschen betrifft, so fällt die Rolle der Bodenvegetation als konkurrierender Faktor in dieser Beziehung fort.

Die Eschenlokalitäten auf Löparö (S. 142) und bei Tvärminne (S. 153) geben weitere gute Beispiele für das Bestreben der Eschenwurzel, sich ein Wurzelgebiet an der Oberfläche der während des Frühlings vorhandenen geeignetsten pH-Schicht zu suchen. Die oben erwähnten 12 Tabellen

zeigen zumeist, dass di- und polyploide Arten auf den betreffenden Eschenstandorten in etwas variierender Anzahl auftreten können. Aber einige von ihnen scheinen auch darauf hinzudeuten, dass die diploiden Arten auf schlechterem Boden in der Majorität (vgl. z. B. Tab. 19, S. 115, Tab. 16, S. 106, Tab. 30, S. 143), auf gutem kalkhaltigem Boden nicht in der Majorität sind (z. B. Tab. 20, S. 118, Tab. 23, S. 125, Tab. 28, S. 140, Tab. 31, S. 145). Für die polyploiden Arten zeigen die Tabellen das umgekehrte Verhältnis. Tab. 25, S. 133 bezieht sich auf eine Eschenlokalität auf einem allmählich abfallenden Strand mit Krautvegetation bis zum Wasserrand im See. Die Pflanzenarten sind hier auf voneinander scharf getrennte Strandzonen verteilt mit einer fast schnurgeraden edaphisch bedingten Grenze zwischen den diploiden (Zonen nach dem Lande zu) und den polyploiden (Zonen nach dem Wasserrande im See). Dadurch, dass bei manchen Arten im Pflanzenverzeichnis sich die di- oder polyploide Natur nicht genau bestimmen liess, wird die Beweiskraft der Tabellen einigermassen verringert. Gestützt auf gewisse edaphische Beobachtungen auf den betreffenden Standorten bin ich jedoch geneigt anzunehmen, dass die Ergebnisse meiner Tabellen in die gleiche Richtung wie die ROHWEDERS (1936) deuten und vorläufig zu folgender Schlussfolgerung berechtigen.

Grösserer Kalkgehalt ($\text{pH} > 6.5$) im Boden scheint eine Selektion auszulösen zum Vorteil der polyploiden Arten, wobei die diploiden verdrängt werden. Wo die polyploiden Arten in der Majorität sind, sind die Zuwachsbedingungen der Esche gewöhnlich gut und verhältnismässig dicke Jahresringe (etwa 4 mm oder mehr) werden angelegt. Wo die diploiden Arten die Mehrzahl bilden, sind die Jahresringe der Esche dünn (etwa 2 mm oder weniger). Auf kalkhaltigem Boden, der zeitweilig vom Meereswasser überspült ist, wird das Bild der Kampfkraft der di- und polyploiden Pflanzen unklar, aber die diploiden scheinen doch, wie es auch auf magerem Boden der Fall ist, in der Mehrzahl zu sein. Beobachtungen des di- oder polyploiden Charakters der Pflanzen [unter der Annahme gleichen genetischen Charakters, wie ihn ROHWEDER (1936) für Schleswig-Holstein angenommen hat] scheinen zu zeigen, dass die Esche als diploide Art zwischen diploide Holzgewächse eindringen kann. Neben der Esche findet sich auf gelichteten Stellen infolge ihrer hier günstigen Konkurrenzfähigkeit die grosse Menge der di- und polyploiden Krautpflanzen der Laubwiese. In geschlossenen Beständen von Holzgewächsen wird in der Hauptsache alle Krautvegetation verdrängt und wohl auch diploide Sträucher. Das Variationsvermögen der Esche (Blätter) verhilft ihr hier als diploide Pflanze dazu, zwischen diploide Bäume einzudringen, aber weniger gut, wo die polyploide *Betula pubescens* in geschlossenem Bestand Fuss gefasst hat.

Die guten Wachstumsverhältnisse der Uferhänge verschärfen den Kampf um den Boden. Einige Kräuter (z. B. *Anemone*) werden durch die frühe Assimilation, andere durch die Anpassung an geringe Lichtmengen (*Asperula*)

begünstigt. Die Jungesche kann beim Lichtminimum die dünnen, am Rand mit 3 Zellreihen ausgestatteten Primärblätter und die dünnen Schattenblätter verwerten, um das Licht im Kronengewölbe zu erreichen, wenn die Beschattung durch andere Holzgewächse mit geringerem Lichtanspruch als 1/15 des vollen Tageslichtes (Nordeuropas) nicht ständig wird. An S-Hängen mit grösserem Neigungswinkel z. B. ist das Kronendach schräg, so dass das Licht in einem früheren Wuchsstadium der Esche zum Erdboden dringen kann. Bei scharfer Konkurrenz um das Licht geht eine starke Ausscheidung der tiefer sitzenden Zweige und Blätter vor sich, und grosse Mengen organischer Substanz kehren jährlich in Form von Streu zum Boden zurück. Durch Streu wird dort ein für die Pflanzen guter, humushaltiger Sorptionskomplex geschaffen.

Schutz und Konkurrenz im Mischbestand. Betreffend die Verbreitung der Hauptholzarten in Sachsen erwähnt BECK, dass *Fraxinus excelsior* in reinen Beständen bis zu 630 m, in Mischbeständen bis zu 800 m emporsteige. Im Mischbestand gäben die übrigen Holzarten der Esche in mancher Hinsicht Schutz. Dies gilt vor allem für die Grenzgebiete (auch die Höhengrenzen) im kalten Norden und die trockenen Steppengrenzen in Flusstälern und — unter dem Einfluss der afrikanischen Wustengürtels — für die heisse Südgrenze auf Hochgebirgshängen, wo die Wirkung der Atmosphärien in Mischbeständen gemildert wird. In solchen Grenzgebieten kann die Esche nur im Mischwald fortkommen. HAUCH (1932) warnt vor grösseren reineren Eschenkulturen. Aus diesen Gründen sind auf Eschenstandorten in Nordeuropa reine Eschenbestände zu vermeiden.

Während *Picea abies* und *Betula pubescens* im Norden, *Quercus*, *Fagus*, *Tilia* und *Ulmus* in den zentralen Teilen des Verbreitungsgebietes der Esche die Baumvegetation bilden, in denen die Esche sich durchzusetzen hat, sind im Süden ihre Konkurrenten andere Holzarten. In Eichenwäldern kommen nach ADAMOVIĆ (1909, S. 251) auf der Balkanhalbinsel *Tilia alba*, *Fraxinus excelsior*, *Populus tremula* und *Prunus avium* vor. Ebenso wie die Esche an ihrer Nordgrenze am weitesten in fleckenweiser Verteilung auf meist durch Kalk begünstigten Böden vorkommt, schafft sie sich auf dem Balkan einen Schutzschirm gegen die Atmosphärien durch eine zonale Anordnung in den Montanwäldern bei 1300—1600 m Höhe. Wo der Mensch in submontanen und montanen Lagen Eingriffe in den Buchenwald vornimmt, kommt nur mannshoher Jungwuchs von *Fraxinus excelsior*, *Fagus silvatica* und *Carpinus betulus* u. a. vor (ADAMOVIĆ, 1909).

Die Untervegetation hat auf dem Balkan eine andere Artzusammensetzung als in Nordeuropa; nur wenige Kräuter, die an der Nordgrenze die Esche begleiten, treten auf dem Balkan noch in ihrer Gesellschaft auf [wie *Anemone*

nemorosa, *Filipendula hexapetala*, *Ranunculus polyanthemus* und *Rhinanthus major* (ADAMOVIĆ, 1909)].

Die Pflanzen, die ähnlich wie die Esche auf dem Standort edaphisch begünstigt werden, sind entweder *Bundesgenossen*, ihr gegenüber *indifferent* oder ihre *schärfsten Konkurrenten*.

Die gefährlichsten Konkurrenten der Esche sind im Norden die Fichte und Birke und zwar wegen der Fähigkeit sauren Boden zu ertragen, der Ähnlichkeit des Wurzelsystems und des Höhenwachstums (Abb. 20). Bei Önningeby auf Åland z. B. kommen Keimlinge der Esche unter Fichte noch bei 1/120 des Tageslichtes fort, aber die Assimilation wird so minimal, dass sie kümmern, wenn das Endosperm nach der Anlage der Primärblätter verbraucht ist.

Weiter im Süden kommen Eiche und Buche u. a. Holzarten als Konkurrenten hinzu. Während die Buche sich nach ENGLER (1911) nur langsam veränderten Verhältnissen anpasst, besitzt die Esche in ihrer raschen Reaktionsweise mittels der drehbaren Fiederblättchen einen Vorteil gegenüber den anderen Holzarten. Auf Wuchsstellen mit geringem Eingriff seitens des Menschen oder der Tiere ist daher die Esche gegenüber der Buche und Eiche begünstigt, soweit nicht Trockenheit hinderlich ist.¹

2. Übersicht (biotische Faktoren). Überblickt man die Wuchsverhältnisse der Esche, so sieht man, wie sie sich gegenüber ihren Konkurrenten auf geeigneten Standorten in Naturbeständen stets gut behauptet. Wo das Eingreifen von Menschen und Tieren Lücken im Walde entstehen lässt, bilden sich infolge der geflügelten Samen der Esche so dichte Verjüngungen, dass die Buche zurückgehalten wird. Dass die Esche durch Assimilationsanpassung schon in derselben Vegetationsperiode infolge des gegliederten Baues der Blätter so rasch reagiert, setzt sie instand, jede freie Stelle im Walde auszunutzen. Der selektiv wirkende Einfluss des Lichtfaktors begünstigt daher Eschenformen mit vielen beweglichen Fiederblättchen. Je variabler in Ein-

¹ WATT (1925) weist darauf hin, dass die Buche gegenüber der Esche dadurch benachteiligt ist, dass die Verjüngung der ersteren infolge Zerstörung von Samen und Keimlingen durch Tiere auf die unregelmässig eintretenden Vollmastjahre beschränkt ist. Nur in Bestandslücken kommen die Keimlinge und der Jungwuchs weiter, und zwar so, dass in der Mitte derselben andere Holzarten (die Esche) wachsen und die Jungbuchen nur eine peripherische Zone bilden. Wenn das Eintreten eines Vollmastjahres mit der Bildung einer derartigen Lücke zeitlich ungefähr zusammenfällt, umschliesst eine Zone von Jungbuchen oft ein Gestrüpp von Holzarten mit leicht beweglichen Samen, vor allem von *Acer pseudoplatanus* und *Fraxinus excelsior*. Entsteht die Lücke zwischen zwei Vollmastjahren, so kann dort so dichtes Eschendickicht aufwachsen, dass die Jungbuchen nicht durchzudringen vermögen, sondern erst später hochkommen, wenn das Laubgewölbe der Esche nicht mehr so dicht geschlossen ist.

fallsrichtung und Stärke das Sonnenlicht auf den Eschenstandorten ist, desto lebhaftere Tätigkeit zeigen die Gelenke der Blätter und Fiederblättchen in Form von Veränderung gegen Licht. Je mehr die Esche in gemischtem Bestand ohne Eingreifen des Menschen wächst, desto überlegener zeigt sie sich auf die Dauer hinsichtlich der Bruttoproduktion innerhalb des Lichtgebietes von 1/15 bis fast 1/1 Tageslicht in *Südfinnland*. Unter und über dieser Lichtgrenze ist die Esche gegenüber anderen Holzarten nicht begünstigt. Pflanzen und junge Schösslinge leiden sogar unter vollem Tageslicht. Bei Durchforstungen hat man daher zu erwägen, ob die Esche oder ihre Konkurrenten zu begünstigen sind.

Vom forstlichen Gesichtspunkt haben P. BOYSEN-JENSEN und D. MÜLLER (1927) die Stoffproduktion auf vier Probeflächen bei Sorö, Dänemark, untersucht, von denen zwei in einem 22-jährigen Buchenbestand und 2 in einem 12-jährigen Eschenbestand mit fünfjähriger fortlaufender Versuchszeit lagen. Je eine Probefläche blieb unberührt. Infolge der grösseren Blattfläche der Esche war die Bruttoproduktion je Masseinheit grösser als bei der Buche, ebenso auch der prozentuale Zuwachs. Als Schattenbaum vermag die Buche jedoch viel extremere Schattenblätter zu entwickeln und daher die schwächsten Lichtmengen besser auszunutzen.

Die Ergebnisse dieser dänischen Untersuchungen zeigen, welch überlegener Produzent die Esche auf geeigneten Standorten ist, wenn es sich um Massenproduktion handelt. Darum ist sie in feuchten Waldlücken auf geeigneten Böden eine wertvolle Holzart. Diese grosse Produktion gibt jedoch nur die Konkurrenzkraft der Esche gegenüber anderen Eschen an, nicht ihre Spitzenleistungen, die nur in der Konkurrenz mit anderen Holzarten in gemischten Beständen hervortreten. Es ist zu betonen, dass ein 12-jähriger Eschenbestand nicht mit einem 22-jährigen Buchenbestand zu vergleichen ist, sondern dass die verschiedenen alten Bestände inkommensurable Werte ergeben. In einem Alter von 12—16 Jahren (d. h. 5 Jahre Versuchszeit) mit starkem Zuwachs und reichlicher Bruttoproduktion macht sich bei der Esche der grosse Atmungsverlust wie auch die starke Astreinigung mit darauf folgendem Materialverlust gegenüber der älteren Buche (22—26-jährig) stärker zuungunsten der Esche geltend, die ebenso wie die Eberesche und Birke ihre Krone durch Selbstreinigung ausstet, während die Blätter noch ganz assimilationsfähig sind (HESSELMAN, 1904). Auch die Ergebnisse der Untersuchungen von P. BOYSEN-JENSEN und D. MÜLLER (1927) lassen bei der Behandlung der Probeflächen der Buche diesen Sachverhalt hervortreten, wo die Nettoproduktion in Prozent der Bruttoproduktion berechnet auf der durchforsteten Probefläche grösser ist als die der Esche, so dass auch die Holzproduktion der Buche auf der durchforsteten Probefläche grösser wird (15.4 m³ bei der Buche gegenüber 14.3 m³ bei der Esche je ha und Jahr). Die Esche arbeitet intensiver, während die Buche ausgeprägtere Schattenblätter für die niedrigeren Lichtwerte bildet und daher einen hohen Ertrag je Einheit in *reinem Buchenbestand* liefert. Die Esche dagegen gedeiht am besten in *gemischtem Bestand* und zeigt dort ihre Überlegenheit in Form von veränderlicher Anpassung der Blätter. In reinem Eschenbestand wird dagegen diese Eigenschaft durch das gleiche Vermögen gleichartiger Eschenindividuen paralyisiert. (Daher geht die Esche in reinen Beständen in Sachsen nur bis zu 630 m Höhe, in gemischten bis

800 m, BECK.) Diese Eigenschaft der Esche verdient Beachtung, wo es ausschliesslich auf das wirtschaftliche Ziel des Waldbaus ankommt: auf gegebener Bodenfläche mit Hilfe ihrer Standorteigenschaften und dem dort vorhandenen Lichte die grösstmögliche Holzmenge (von höchstem Werte, geeigneten Dimensionen und inneren Eigenschaften) mit geringster Arbeit und Kosten zu erhalten. Es fällt dann sogleich in die Augen, dass bei *Fraxinus excelsior* das Lichtblatt eine Belichtungsmenge von 500 cal/50 cm² je Std. in weissem Licht ausnutzt, während das Schattenblatt schon mit 150 dasselbe ökologische Ergebnis erzielt (GABRIELSEN, 1936).

V. Die Kulturfaktoren.

1. Die Beeinflussung durch Tier und Mensch. Die Esche ist manchen Angriffen ausgesetzt. Nur einige wichtigere Erscheinungen seien hier beachtet. Gefährlich ist das Vieh im Gefolge des Menschen und die Eingriffe des Ackerbauers. Die Esche erfährt mit steigender Bodenkultur verschiedenartige Hemmungen und zwar durch

1) Unterdrückung des einzelnen Individuums und Ausmerzungen einzelner Individuen durch Verbiss von Knospen und Pflanzen,

2) mehr oder minder vollständige Ausrottung von Eschenbeständen bei der Verwendung des Bodens für den Ackerbau.

Die Esche ist in allen Altersstufen der Beschädigung ausgesetzt. Die Früchte werden von Wühlmäusen unter der Schneedecke aufgefressen, die Keimpflanzen und Schösslinge mit dem Gras und Strauchwerk abgeweidet. Die feine Rinde wird trotz des herben Geschmackes infolge bitterer Säuren gern von Hasen benagt. Rehe, Hirsche und Elche fressen die Blätter und fegen das Geweih an den Stämmen.

Für die Eichenwälder in Slavonien hat G. VON BECK (1901, S. 215) gezeigt, wie sie ihre Untervegetation durch Beweidung verlieren. Auf sumpfigem und überschwemmtem Boden werden die Schweine in die Eichenwälder getrieben, wobei die Untervegetation durch Zerwühlen des Bodens gründlich zerstört wird. Auch die nitrifizierenden Pflanzen am Erdboden werden dann beschädigt und die Oberfläche erfährt eine solche Veränderung, dass sie in den Viehspuren vergrast. Auf tonhaltigem Boden werden Wasser und Bodenpartikeln zu einer kolloidalen Lösung vermischt, die bald hart wird (Viehpfade), und die Austrocknung beschleunigt den Untergang der Esche bei der Umwandlung eines geschlossenen Eschenhaines in Weideland. Die Entwicklungsgeschwindigkeit beruht auf den Geländeverhältnissen und der Anzahl der weidenden Tiere (an der betreffenden Stelle). Jedenfalls bleiben die Jahresringe der Esche auf Weideland klein.

Die Beweidung und der Insektenbefall wirken auf das Höhenwachstum unmittelbar ein. Die meisten parasitierenden Organismen sind ziemlich harm-

los. Aber unter ungünstigen Umweltverhältnissen kann in den Eschenbeständen an Ufern und auf Standorten mit freier Exposition eine zunehmende Entlaubung im Sommer eintreten, die an die blattlosen Eschenzweige während des Winters erinnert. Beispiele von verschiedenen Stellen (Åland, Schweiz) habe ich aufgezeichnet. Siehe auch KELLER (1905, S. 37), WAHLGREN (1914, S. 658), HOUARD (1913).

2. Hiebe und Stubbenzerfall. Wie u.a. CAJANDER (1913, S. 16—17) hervorgehoben hat, können bei Bäumen (bei ihrem oft Jahrhunderte umfassenden Alter) Hunderte von Jahren notwendig sein, ehe das durch den Menschen gestörte Gleichgewicht in der Natur wieder hergestellt ist, während dies für Kräuter und Gräser mit ihrem geringeren Alter bedeutend schneller geschieht. Bei der Verjüngung von Waldflächen ist bezüglich der Esche grosse Vorsicht geboten, dass keine grossen Flächen gleichzeitig kahl geschlagen werden und der Boden dann vergrast, wobei die leichten, geflügelten Eschenfrüchte von dem Grase festgehalten und von den Wühlmäusen gefressen werden, so dass ungleichmässige, lückige und im Laufe der Jahre zurückbleibende Verjüngung entsteht.

Stubbenzersetzung auf kalkarmem Boden ist für die Esche gefährlich. Eine solche Zersetzung tritt nach Hauung auf Weideland ein, wo das Vieh die aus den Stubben aufschliessenden Schösslinge abfrisst. Wenn die Stubbe vermorscht, wird, wie im Kapitel pH-Faktor gezeigt ist (S. 156—174), der Boden um die Stubbe herum in saurer Richtung verändert und er verarmt infolge von Einwanderung von Zwergsträuchern und weniger anspruchsvollen Pflanzen, die durch die vom Menschen geschaffenen Standortsfaktoren begünstigt werden. Daher ist die Anzucht von Schösslingen an den Stubben zu empfehlen. Durch lokale Umpflanzung dicht stehender Eschenpflanzen können die Lücken ausgefüllt werden. Die Wurzel erreicht dadurch sogleich grössere Tiefe. Man erhält dann auch Pflanzen, die den Standortverhältnissen gut angepasst sind. An der Nordgrenze des Verbreitungsgebietes der Esche entgehen die Jungeschen dabei mit ihren Spitzen der kritischen Temperaturschicht oberhalb der Schneefläche, in der sie leicht erfrieren, so dass die Gipfel vielästig werden.

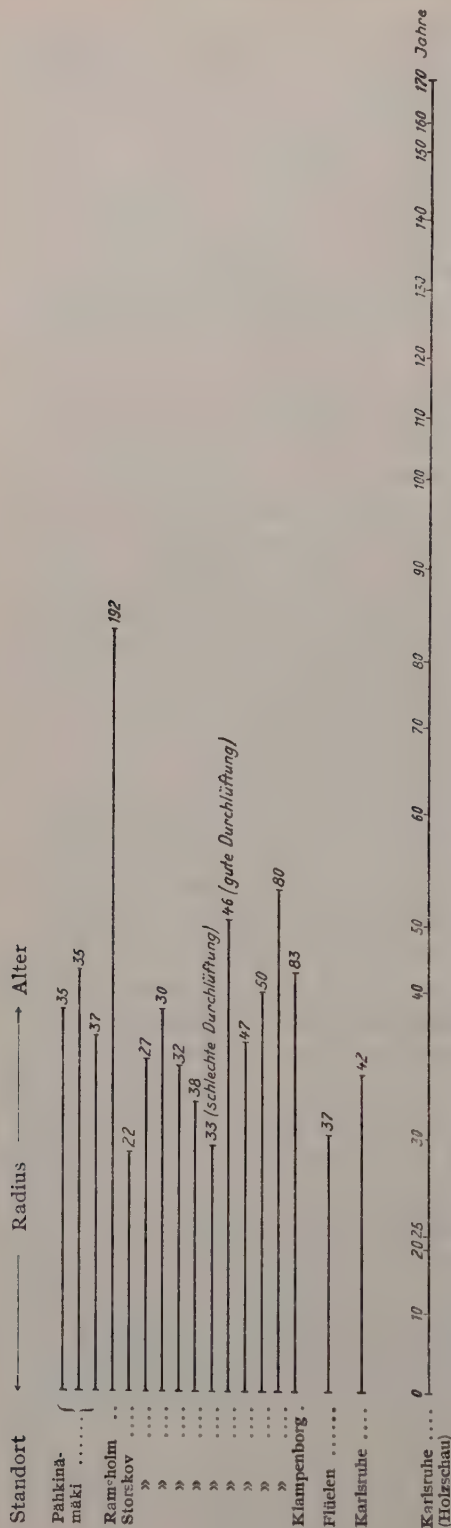
Wo das Gelände stärker kupiert ist, hat man die verschiedenartige Exposition zu beachten, die bei der Beweidung und bei Lichtungshieben eine verschiedene Wirkung hat. Hiebe auf S-Hängen sind so vorzunehmen, dass die erhaltene Vegetation den Nachwuchs schützt.

3. Untergangsstadien der Esche. Die typischen Eschengebüsche am Meeresstrand und an See- und Flussufern werden häufig als Weiden benutzt. Durch Aushieb und Laubbruch als Winterfutter für Schafe wird die Vergrasung beschleunigt. Die abgeästeten Eschen verfallen dann immer mehr der Stockfäule. Zwar bildet sich infolge von Regeneration bald ein neues Ast-

system, aber die Wuchsform wird dann kugelförmig. Der kalkhaltige Boden wird zementhart, so dass nur Kräuter, in erster Linie Gräser mit flachem Wurzelsystem den reichen Nährstoffvorrat auszunutzen imstande sind, den der Boden bietet. Zwar holt die Eschenwurzel reiche Nährstoffe aus der Tiefe, die bei der Zersetzung des Laubes die Humusschicht anreichern. Aber die allgemeine Bodenverschlechterung führt zu stets kleineren Jahresringen bei der Esche. Sie bildet dann einen lichten Laubschirm über den Sträuchern auf der offenen Wiesenfläche (Untergangsstadium I). Allmählich verkümmert auch der Graswuchs und der Landwirt wird gezwungen die Esche mehrmals zu lichten (Untergangsstadium II—III), und den Boden unter den Pflug zu nehmen (Untergangsstadium IV).

In der allgemeinen landwirtschaftlichen Entwicklung auf Åland hat sich die Esche als guter Indikator für Kulturböden erwiesen, auf denen Klee- und Hafer angebaut werden kann. An der Nordgrenze der Esche auf Åland sowie in Süd- und Mittelschweden finden sich wahrscheinlich die ertragreichsten Kulturböden auf früheren Eschenstandorten. Auch auf blockreichen Böden, wo sich die Esche lange gehalten hat, hat das Vieh diese angegriffen und die Verjüngung durch Keimpflanzen verhindert. Nur Schösslinge aus vermorschenden Stämmen zeigen noch lange, wo die Esche früher unter günstigen Bedingungen gewachsen ist. *Juniperus*-, *Rosa*- und *Rhamnus*-Sträucher treten an ihre Stelle und schützen eine Zeitlang die Folgevegetation der Esche (Untergangsstadium I, II, III, IV. Vgl. Abb. 21—24).

4. A n b a u. Anbau von *Fraxinus excelsior* an ihrer Nordgrenze ist bisher wenig vorgekommen. Bei rationeller Pflege kann die Esche jedoch auf geeigneten Standorten Holz geben, das im Vergleich zum Nadelholz gute Preise bedingt. Es ist anzunehmen, dass dieser Gesichtspunkt den Anbau der Esche mit der zunehmenden Nachfrage nach Eschenholz steigern wird, da das Eschenholz in Finnland gute Eigenschaften besitzt. Alle kleineren und mittelgrossen Dimensionen können bei 3—4 mm starken Jahresringen in Südfinnland erzielt werden. Bei Svartsmara habe ich Jahresringe von 3.7 mm in den letzten 20 Jahren ermittelt, trotzdem die Zuwachsverhältnisse nicht die allerbesten waren. Bei einer Umtriebszeit von 70 Jahren und bei 3 mm dicken Jahresringen erhielt man einen Stamm mit einem Durchmesser von 42 cm. Doch würde die Holzmenge von der Form und der Höhe des Stammes abhängig sein (vgl. Abb. 25—26). Mitten auf Åland beträgt die Maximalhöhe 19—20 m, wovon die untere Hälfte in geschlossenem Bestand ein ziemlich geradwüchsiger und astfreier Stamm sein kann. Wird der schützende Seitenschirm niedriger, so wird auch die Esche etwas niedriger. Doch ist eine Höhe von 15 m recht gewöhnlich; bei geringerer Höhe werden die Jahresringe etwas dicker, so dass ein gewisser Ausgleich in der Nutzholzproduktion zustande kommt. So zeigt z. B. eine Uferesche auf der früher beschriebenen Eschenlokalität



Diagr. 5. Der Radialzuwachs der Esche. Der Radius ist durch schwarze Striche angegeben; am einen Ende des Radius ist der Standort angegeben, am anderen Ende das Alter in Jahren. Zuerst findet sich der Radialzuwachs in 0, 10, 20 usw. Jahren bei einem Prachtexemplar auf der Karlsruher Holzschau 1933. Massstab 44 : 100. (s. Anm. 1, S. 194.)

auf Lorven (Vårdö, Ål.) auf besonders gutem Boden im Schutze von Erlenwald 5.6 mm starke Jahresringe, d. h. doppelt so grosse, als die Esche sonst auf Åland hat.

In Hattula (Südfinnland) werden die Eschen nach LIN-KOLA (1934a, S. 7) als Brennholz und zur Herstellung von Kuntten verwendet. Als Kunttholz wie auch zu Zierbäumen werden nach KALLIOLA (1935, S. 50) die Eschen in Kalvola (Südfinnland) verwertet. Die natürliche Verjüngung wird hier (wie auf Åland) durch Beweidung verhindert. Da auf Grund früherer Ausführungen (S. 85) Åland sommerklimatologisch Dänemark entspricht und der Boden gleich gut ist, sei auf die Zahlenangaben für die Wachstumsverhältnisse der Esche in Dänemark hingewiesen.¹

¹ A. OPPERMAN und C. H. BORNEBUSCH (1928, S. 34—35) berichten über die schon seit vielen Jahren bestehenden Probeflächen in Eschenhochwald nach genauen Messungen zwecks Aufstellung einer Ertragstabelle für die Esche, die das Alter von 20 bis 80 Jahren umfasst. Die Stammzahl nimmt von 4800 bei 20 Jahren auf 119 je ha bei 80 Jahren ab. Der Mitteldurchmesser steigt von 5.67 cm auf 43.98 cm. Die Stammgrundfläche nimmt von 12.14 m² auf 19.07 m² bei 53 Jahren zu und fällt dann auf

5. **Übersicht und Zusammenfassung** (Kulturfaktoren). Mittelgrosse Jahresringe von 3—4 mm bezeichnen beim Eschenholz in Südfinnland ungefähr denselben Zuwachs wie in Dänemark und im Baltikum. In Finnland scheinen sich jedoch die klimatischen und edaphischen Faktoren schneller in hemmender Richtung geltend zu machen. Dann beschränkt sich die Holzproduktion auf Klein- und Mitteldimensionen. Auf Åland (Ramsholm) gemessene Eschenstämme zeigten für ca. 200 J. auf Grund exzentrischen Zuwachses verschiedene Radien, z. B. 22.5—17, 31—25 und 49.5—23 cm, aber die Jahresringe verschmolzen in den letzten Jahren, und daher war die Kultur der Esche in so hohem Alter wenig lohnend, wenn auch das Kernholz frisch war, da wahrscheinlich keine störenden Eingriffe vorgenommen waren. Bei rationeller Pflege liesse sich sicher ein noch besserer Ertrag erzielen. Das Holz wird ausserdem im Norden besonders zäh und haltbar für verschiedene Zwecke (Stiele, Skiholz,¹ Speichen, Wagen sowie Wandverkleidung in Zimmern und Schiffskabinen).

Das für den Anbau der Esche in Finnland in Frage kommende Gebiet wird durch die heutige Nordgrenze, die durch Ausrottung der Esche weiter nördlich entstanden ist, bezeichnet. Der Bedarf an Ackerboden hat an vielen Stellen die Esche zurückgedrängt und diese geht dann in sukzessiven Stadien dem Untergang entgegen (Abb. 21—24 zeigt die vier Untergangsstadien, die zur Umwandlung in Acker führen).

18.08 m³ bei 80 Jahren. Die Mittelhöhe wächst von 9.26 m bis zu 27.90 m bei 80 Jahren und die Holzmenge je ha von 71.1 m³ (20 J.) bis zu 293.7 m³ (80). Der jährliche Zuwachs kulminiert in der Periode von 24—33 J. mit 12.6 m³ und sinkt dann auf 6.6 m³ je ha in der Periode von 74 bis 80 J. Das Zuwachsprozent vermindert sich von 15.6 bei 20 Jahren auf 2.4 bei 80. Der Durchschnittsertrag kulminiert bei 63 Jahren mit 8.93 m³ je ha und Jahr und macht bei 80 J. noch 8.61 m³ aus. Hinsichtlich der Einzelheiten sei auf die Veröffentlichung von OPPERMAN und BORNEBUSCH hingewiesen. Aus dieser geht hervor, dass der Zuwachs auf den verschiedenen Probeflächen recht uneinheitlich war, so dass ein Mittelwert bei der Berechnung benutzt werden musste.

Auf der Holzausstellung in Karlsruhe 1933 konnte man z. B. die Spitzenleistungen sehen, die die Esche in ihrem zentralen Verbreitungsgebiet in Deutschland erreicht. Ein Stammradius von 395 mm in 170 Jahren gab durchschnittlich 2.32 mm dicke Jahresringe (Diagr. 5).

¹ GEETE (1933, S. 95): »Je feinere Jahresringe die Esche hat, umso mehr ähnelt das Holz in der Stärke dem Hickoreyholz. Und wo sollte das Eschenholz fester werden als im Norden?« (Orig. schwedisch.) Dies gilt auch für andere Holzarten.

VI. Die Migrationsfaktoren.

1. **Erstes Vorkommen von *Fraxinus*.** Fossile Reste der Gattung *Fraxinus* sind aus der älteren Tertiärzeit erhalten. Nach HEER (1883) ist in tertiären Ablagerungen auf Grönland u. a. *Fraxinus macrophylla* angetroffen worden, die sich durch ihre grossen Blätter und kleinen Früchte von den jetzt lebenden Arten unterscheidet. Nach G. DE SAPORTA (1888) sind die ersten europäischen Betulaceen, Ulmaceen, Verwandte von *Laurus nobilis* sowie die Gattung *Fraxinus* nebst *Catalpa*, *Acer*, *Ailanthus* usw. im oberen Eozän nachgewiesen und zwar im Kalk von Saint-Over (Gipse von Aix und Montmartre).

Im Oligozän waren nach F. PAX (1886) innerhalb der Baumvegetation des heutigen arktischen Gebietes die meisten Gattungen vertreten, die heute in Europa, Asien und Nordamerika leben. Im allgemeinen scheinen auch die verschiedenen Gattungen der Waldbäume in tertiärer Zeit gleichmässiger vertreten gewesen zu sein als heute der Fall ist. Die Klimaveränderungen der Eiszeit trieben jedoch die Vegetation nach Süden, wobei die Gebirgsketten von den Pyrenäen bis zum Kaukasus für die Holzarten, die zur Samenverjüngung grösseren und langjährigen Höhenzuwachs verlangen, beim Vordringen und Zurückweichen ein grösseres Hindernis als für die ein- oder mehrjährigen Kräuter dicht am Boden bedeuteten. Wie die Gattung *Fraxinus* insgesamt in mehreren Arten auftritt, so weist auch die Art *Fraxinus excelsior* eine Reihe von Formen auf, die z. B. in Blättern und Früchten voneinander abweichen. Diese Plastizität bedeutet für die Esche grössere Möglichkeiten bei ihrer Ausbreitung. Weil *Fraxinus* mit ihren leicht drehbaren Blättchen beim Assimilationsprozess gegenüber grossblättrigen Arten begünstigt wird, hat sie einen gewissen Vorsprung in der Konkurrenz mit den übrigen Waldbäumen. Gerade darin lag die Konkurrenzstärke der Esche bei der Wiedereinwanderung in Gebiete, die vom Eise frei wurden.

2. **Früchte und fossile Fundorte.** Ebenso wie die Gewässer heute die Ausbreitung der Esche fördern, scheinen sie auch in früheren geologischen Perioden die Wanderungsrichtung bestimmt zu haben, soweit die spärlichen fossilen Eschenfunde in Kalktuffen, Torfmooren und alluvialen Ablagerungen erkennen lassen.¹

Da die einzelnen fossilen Eschenfunde keine sichere Grundlage für eine ausführliche Feststellung der Ausbreitungswege zu bieten scheinen, seien die in der Literatur mitgeteilten Angaben übergangen.

3. **Die Migration der Esche.** Die Urheimat von *Fraxinus excelsior* dürfte Vorderasien sein, wo nach LINGELSHIM (1920) ein Ausbreitungszentrum für verwandte Arten vorzuliegen scheint. Nach Westen und Nordwesten vordringend ist die Esche dann in die heutigen Verbreitungsgebiete eingewandert. Europa wurde wahrscheinlich längs der feuchtigkeitsgesättig-

¹ NOBBE und HÄNLEIN (1877) weisen darauf hin, dass die Eschensamen viele Monate widerstandsfähig gegen Verfaulen sind. Und selbst wenn der Embryo mit Wasser durchtränkt ist, lebt er weiter. In trockenem Boden führt der Atmungsverlust in 2—3 Jahren zu einer Schrumpfung des Gewebes, wie an Sprossen hängengebliebene ältere Samen zeigen.

ten Fluss- und Gebirgshangstrecken überquert, wo die Esche heute noch die besten Standorte hat.¹

Da die Esche wie andere Pflanzen in Übereinstimmung mit den damaligen Standortsmöglichkeiten vorrückte, bildete die Eschenvegetation verschieden scharf getrennte Mischformationen beim Vordringen.

Längs des Ostseebeckens wurde die Esche infolge der Feuchtigkeit und Wärme des Süd-Westwindes nach Osten bis zum Ladogasee geführt. *Fraxinus* hat damals ihre Nordgrenze in Finnland erreicht. Nach Åland ist sie offenbar von Westen gekommen (PALMGREN, 1927, S. 70). Einen Zusammenhang zwischen den Eschenvorkommnissen bei Lojo und Hattula-Kalvola (über Pusula und Pyhäjärvi) glaubt LINKOLA (1934a, S. 2) nachgewiesen zu haben. Da südwestlicher Wind auf Åland vorherrscht, scheinen sie eine bedeutende Rolle für die Ausbreitung der Esche an den vorzeitlichen Meeresufern gespielt zu haben. An den Grenzen des früheren Baltischen Meeres hatte *Fraxinus excelsior* ein Seeklima wie das des heutigen Åland und konnte leichter nach Norden dringen, als auf Grund der heutigen Verhältnisse zu erwarten wäre. Infolge der säkularen Landhebung ist das Klima auf den südfinnischen *Fraxinus*-Standorten kontinentaler geworden, so dass die Esche nunmehr leichter nach Süden gedrängt und durch andere Holzarten wie *Betula* und *Picea* sowie die vermutlich von Osten und Südosten vordringende *Ulmus laevis* ersetzt wird (s. für die letztere LINKOLA, 1934b, S. 39).

VII. Folgerungen für den Anbau der Esche.

Manche Voraussetzungen müssen gleichzeitig vorhanden sein, damit die Esche gedeihen und genügend grosse Jahresringe bilden kann, so dass sich der Anbau wirtschaftlich lohnt. Da für den Forstmann in erster Linie die praktischen Gesichtspunkte, die beim Anbau der Esche von Nutzen sein können, in Frage kommen, seien hier die Hauptmomente zusammengestellt, welche sich bei der Behandlung der Esche in den früheren Kapiteln ergeben haben. Ein Teil dieser Wachstumsvoraussetzungen gilt teilweise auch für andere Bäume und ist daher von allgemeiner Bedeutung.

1) Bei der Verjüngung durch Samen muss der Boden frei von Moos und Gras sein, so dass die leichten Früchte der Esche den nötigen Kontakt mit dem

¹ Für die Schweiz, die ebenso wie die nördlichen Teile Europas mehr oder weniger vereist war, stellt E. NEUWEILER (1910) fest, dass dem sich zurückziehenden Eisrand Wald folgte und über steppenartiges Gebiet Waldflecken zerstreut waren; vom jüngeren Steinzeitalter bis zum Mittelalter war Laubwald für das Mittelland charakteristisch (*Quercus*, *Fraxinus*, *Fagus*, *Acer* sowie *Abies* und *Taxus*).

feuchten Boden finden können. Später kann eine Bedeckung, z. B. mit feuchtem Moos, von Nutzen sein. Wenn Moos oder dichte Untervegetation in freier Natur die Früchte auffängt, haben diese verschiedenartige Keimungsmöglichkeiten. Nachdem z. B. bei der Schneeschmelze der Druck des Schnees auf die Eschenfrucht aufgehört hat, wird diese durch die Bodenvegetation zu Beginn der neuen Vegetationsperiode wieder gehoben und einige Eschenfrüchte verlieren allmählich die für die Keimung notwendige Wassermenge, bis die Keimungsenergie schliesslich erschöpft ist. Es ist den Forstleuten allgemein bekannt, wie leicht nach stärkeren Lichtungshieben Vergrasung die Samenverjüngung verhindert.

2) Die Eschenkeimlinge kommen eine Reihe von Jahren in Beschattung gut fort. [Auf Ramsholm (Åland) zeigten z. B. die Eschenpflanzen bei $1/5$ Tageslicht gutes Wachstum.] Dieser Umstand begünstigt die Esche in den natürlichen geschlossenen Mischbeständen, wo gedämpftes Licht herrscht. Die Jungeschen werden unter Schirm von anderen Bäumen länger und gerader als in vollem Tageslicht und zwar bei einer Lichtmenge, die zwischen den extremen Grenzen von *1/17 des freien Tageslichtes* und *fast vollem Tageslicht Nord-europas* liegt. Die Überschirmung mildert offenbar die raschen mikroklimatischen Veränderungen (Frost, Hitze, Trockenheit, Luftfeuchtigkeit) wie auch den starkem Wechsel der Lichtmenge während der Assimilationsperiode. Langdauerndes unmittelbares Sonnenlicht ist für die Keimlinge nicht günstig. Im Zentrum des Verbreitungsgebietes der Esche in Europa bei 47° n. Br. beträgt die Mittagshöhe der Sonne zur Zeit der Sommersonnenwende $66\frac{1}{2}^\circ$ und zur Zeit der Äquinoktien 43° . Die Lichtungshiebe sind unter Berücksichtigung des Einfallswinkels des Lichtes bei verschiedener Polhöhe so vorzunehmen, dass die Assimilationsorgane der Esche die optimalen Lichtmengen erhalten. Hierbei ist zu beachten, dass die Schattenblätter bei $150\text{ cal./}50\text{ cm}^2$ je Stunde dieselbe Produktion wie die Lichtblätter bei 500 geben (nach GABRIELSEN, 1936).

3) Bei Durchforstungen kann bei einem Bestandesalter von 10—12 Jahren eine Lichtmenge von ca. $1/5$ des vollen Tageslichtes an der europäischen Nordgrenze der Esche zugelassen werden. Bei der Durchforstung hat man auch die verschiedenen Typen (schlanke oder breite Eschenkrone) zu beachten und dem ersteren den Vorzug zu geben, da er besseres Nutzholz liefert.

4) Durch Schutzschirm sind Frostschäden leicht zu verhindern, die Beschneidungen und Korrekturen notwendig machen und unnötige Kosten verursachen würden. Der Nahrungsstrom wird dann nicht unnötig den Seitensprossen zugeführt und die Astreinigung wird gefördert. Die im Stammholz enthaltene Nettoproduktion wird vermehrt und ästiges Holz und krumme Stämme vermieden. Alles, was den vegetativen Höhenzuwachs begünstigt, hält die Fruchtbildung zurück, so dass der Materialverlust weiter vermindert wird.

5) Beschirmung verhindert auch das Brechen der Zweige durch den Wind. Reibungswunden an den Zweigen werden vermieden, ebenso Infektion und Kernfäule.

6) Beschirmung verbessert durch Milderung der Temperaturextreme das Mikroklima und fördert die gleichmässige Belaubung der Esche nach einer Reihe von warmen Nächten.

7) Beschirmung in gemischtem Bestand kann jedoch die Bestäubung erschweren sowie schwache und sehr ungleichmässige Früchte ergeben, die den Samenertrag herabsetzen. Reichere und rascher reifende Früchte werden also an offenen, sonnigen Standorten erhalten.

8) Der Wasserverbrauch der Esche ist gross. Da sie während einer möglichst langen Längenzuwachssperiode (mindestens ca. 40 Tage) im Frühjahr und Sommer einen gut durchwässerten Boden fordert, kann sie meist nur auf geneigtem Gelände mit guter Wasserzirkulation genügend Nahrung für die nötige Holzproduktion finden.

9) Je nach dem spezifischen Gewicht der Bodenpartikeln wechselt das günstige Gewichtsprozent des Wassers im Boden zwischen 25—30 bei sandhaltigem Humus und 70—75 bei Torfboden. Im allgemeinen dürfte die Hälfte des Wassers im Boden, das für die Sättigung der betreffenden Bodenart notwendig ist, für die Esche am geeignetsten sein (Halbsättigung).

10) In zweifelhaften Fällen muss das im Boden vorhandene Wasser durch wiederholte Wägungen während der Probenahme (Migoszylinder) im Frühjahr und Sommer ermittelt werden, bevor man die Esche vor anderen geeigneten Holzarten anbaut.

11) Zuviel Wasser ist ebenso gefährlich wie Wassermangel, da nicht nur durch Trockenheit, sondern auch durch übermässige Feuchtigkeit die Wurzelsphäre verringert wird.

12) In Gegenden mit häufigen gleichmässigen Niederschlägen (Sprühregen) oder in maritimem Klima ist im allgemeinen die beste relative Luftfeuchtigkeit (mit erhöhtem Turgor bei steigender Wasserzufuhr und infolgedessen beweglicherem Spaltöffnungsmechanismus) vorhanden. Auf die Wasserabsorption der Wurzeln und ihre Nahrung ist Sprühregen nur von mittelbarem Einfluss. Aus den oben angegebenen Gründen sind die Ufer von Gewässern und Abhängen für den Anbau der Esche besonders geeignet. Zu den günstigsten Standorten der Esche gehören die Abhänge. Je breiter ein Abhang ist, desto grösser wird die Nahrungszufuhr durch Sickerwasser. Auf ebenem Gelände vermag die Esche nicht gleich gut fortzukommen, wenn der Boden nicht Kalk enthält.

13) Da der Kohlensäuregehalt durch aerobe Organismen im Boden beeinflusst wird, ist seine physikalische und chemische Beschaffenheit von grosser Bedeutung für die Assimilation. Humus- oder tiefe, kalkhaltige Moränen-

böden sind für den Anbau der Esche die besten, Torfböden auf kalkhaltiger Moräne die nächstbesten Böden.

14) Auf Torfboden eignen sich die trockeneren Randgebiete für Eschenanbau, weil dort die Durchlüftung des Bodens durch die Beweglichkeit des Wassers mittels Abflussgräben erleichtert wird. Mit der Exposition und dem Neigungsgrad wechselt die Diffusionsgeschwindigkeit des Bodens.

15) Die für die Esche geeigneten Nährstoffe sind in aufnehmbarer und ausfällbarer Form auf kalkhaltigen Moränenböden mit einer Humusschicht am leichtesten zugänglich und auf solchen Böden werden die Jahresringe am grössten.

16) Neben der Nahrungsmenge ist die Bodenreaktion in auffallendem Grade entscheidend. Die pH-Messungen *während der Vegetationszeit* zeigen, dass sich nur bei pH 6.0—7.3 Eschenanbau lohnt. Nur Kalk im Boden oder starkes Gefälle der Bodenoberfläche führt der Eschenwurzel die der geeigneten Bodenreaktion entsprechenden Flüssigkeitsmengen zu.

17) Bei Verjüngung durch Pflanzen dürfen keine in der Sonne erwachsene Jungeschen in den Waldschatten oder Schattenpflanzen in die Sonne gebracht werden, weil dann bei der Umpflanzung Störung in der Assimilation und Stockung im Wachstum eintritt und auch im folgenden Jahre die Knospen wegen Nahrungsmangel klein und die Jahrestriebe kürzer werden.

18) Vegetative Vermehrung ist zu empfehlen, weil die Esche reichlichen Stockausschlag bildet; hierbei wird die Lebenskraft der alten Wurzeln ausgenutzt. Die Jahresringe werden dann von Anfang an grösser und mittels Verjüngung durch Ausschlag werden gegenüber der Samenverjüngung ungefähr 10 Jahre gewonnen.

19) In Bestandeslücken in Senken, wo die Feuchtigkeit für andere Holzarten zu gross ist, kann man oft mit Vorteil die Esche einsetzen und die Erle halten, die im allgemeinen danach strebt, vorherrschend zu werden.

20) Rationelle Eschenkulturen geben guten Ertrag, wie Probeflächen in Dänemark gezeigt haben. Noch grösser ist der Ertrag in den zentralen Teilen Europas. Wirtschaftlich ist der Eschenanbau für kleinere Dimensionen bis an die heutige Nordgrenze der Esche in Südfinnland und Skandinavien, soweit geeigneter Boden zur Verfügung steht, zu empfehlen, denn die im Norden kleineren Jahresringe geben ein festes Holz.

21) Hinsichtlich des Ertrags und der Rentabilität sei auf die dänischen Untersuchungen (S. 194) hingewiesen, soweit es sich um Åland und Südfinnland handelt, da Åland sommerklimatologisch mit den dänischen Inseln zu vergleichen ist.

VIII. Zusammenfassung der Untersuchungsergebnisse.

I. DAS VERBREITUNGSGEBIET VON *FRAXINUS EXCELSIOR*. S. 10—14.

II. DIE WUCHSFORM DER ESCHÉ.

Die Dimensionen der Esche (S. 15—16).

Betreffend die Entwicklung der Esche als Individuum und ihr Vorkommen in bezug auf Standort und geographische Verbreitung sind folgende Faktoren beachtet worden:

1. Die Klimafaktoren.

A. Der Lichtfaktor (S. 17—57).

Das Längenwachstum (S. 17—22). Im Schatten werden die Jungeschen höher als in freiem Licht, nach 10-jährigem Mittel auf Åland im Schatten insgesamt 3.22 m, in freiem Tageslicht 2.08 m, somit im Verhältnis 13:8 oder 155:100 %. Die Ergebnisse von Kontrollversuchen betreffend den Längenzuwachs sind in Diagr. 1, S. 21 wiedergegeben. Überschildung gibt der Esche zwar weniger Licht, aber durch erhöhte Feuchtigkeit bessere Wachstumsbedingungen in ihrem ersten Längenzuwachsstadium.

Die Sprossbildung (S. 22). Die Terminalknospen häufen mehr Reservestoffe an und treiben längere Sprosse als die kleinen Seitenknospen. Auf Grund dieser verschiedenen Mengen von Reservestoff und verschiedenen Dicke der Knospenschuppen werden die Terminal- und Seitenknospen verschieden schnell durch Licht und Wärme beeinflusst und treiben also zu verschiedener Zeit im Frühling, in der Regel von unten nach oben und von innen nach der Peripherie der Blattkrone.

Bei stärkerer Beschneidung kann die vermehrte Nahrungszufuhr unter dem Einfluss von spezifischen (aber von mir nicht festgestellten) Lichtmengen zu Störungen in der Blattstellung am Spross führen, indem durch Zweiteilung einer der gegenüberliegenden Blattanlagen Blattkränze mit drei Blättern entstehen. Die Blätter können auch an den mittleren und am stärksten wachsenden Internodien in »Pseudospiral«-Stellung verschoben werden (S. 24).

Die unteren Seitensprosse werden, indem sie die vorteilhafteste Lichtmenge auszunutzen suchen, S-förmig gebogen. Die Blattachselknospen werden durch die Lichtanpassung des Blattes für die folgende Vegetationsperiode in einer bestimmten Lage fixiert (S. 27).

Biegungserscheinungen kommen in den Gipfeln der Eschen vor,

1) wenn die gegenständigen Blätter in verschiedene Höhe verschoben werden, als Resultante zweier in verschiedener Richtung gehenden Zuwachsbewegungen, nämlich des Blattes und der Sprossspitze (S. 29—30).

2) als negativ geotropisches Aufwärtstreben, das jedoch durch das phototropische Streben nach Licht überwunden wird, wenn dieses nicht von oben, sondern aus anderer Richtung kommt. Bei starkem Sonnenschein mit stärkerem Längenwachstum an der Schattenseite des Sprosses richtet sich die Biegung des Sprosses bzw. Blattes in auffallendem Grade gegen die Sonne (S. 30).

Junge Blätter werden in starkem Lichte oft kräftig braungefärbt. Diese braune Farbe ist nicht nur ein Schutzmittel gegen starkes Sonnenlicht, sondern auch ein Mittel zur Aufnahme von Wärme.

Bei der von den Seitensprossen beschriebenen S-förmigen Krümmung nach dem Lichte zu wird der Zuwachs auf der oberen Seite grösser und der Stamm also exzentrisch. Drehung und Biegung des Sprosses gehen leichter vor sich, weil die Querschnittfläche oval ist.

Die an der Nord- und Südseite des Sprosses vorsichgehenden *Blattverschiebungen* bei den Blattpaaren ergeben Unterschiede bis zu 8 cm, bei *Fraxinus excelsior* f. *pendula* bis zu 16 cm (S. 32—34).

Wachsende Früchte, Blättchen und florale Sprosse zeigen ebenfalls eine z. T. phototropisch bedingte Biegung.

Stärkeres Licht führt zu einer erhöhten Anzahl Fiederblättchenpaaren. Die von den Blättern und Blättchen ausgeführte Biegung und Drehung wird durch Wachstum und Veränderung in den Befestigungsgelenken der Blättchen und Blätter während fast der ganzen Wachstumsperiode verursacht. Dies ist für die Esche in gemischtem Bestand von grösster Bedeutung, da sie so grössere Voraussetzungen im Kampf mit anderen Holzarten um das Licht auf der Wuchsstelle hat. Die Lichtmenge, welche die Biegung verursacht, wurde von mir nicht festgestellt.

Die *innere Struktur des Blattes* wurde bei Keimblättern, Primärblättern, den auf die Primärblätter folgenden 3-teiligen Blättern, Schattenblättern, Licht- und Fruchtblättern untersucht (S. 43—45). Eine grosse Ausbuchtung an den Aussenwänden der Epidermiszellen der Blätter von Keimlingen scheint an der Nordgrenze für die Esche charakteristisch zu sein. Die Epidermiszellen sind im Querschnitt stark konvex-linsenförmig.

Lichtbedürfnis und Assimilation (S. 47—53).

1) Die jungen Blätter von *Fraxinus excelsior* werden teils durch Knospen-schuppen, teils durch stark braunrote Färbung gegen allzu starkes Licht geschützt.

2) Diese Farbe verschwindet bei der Entwicklung des Blattes. Durch Beschattung mit einem Lichtschirm (ca. 5 Tage) kann sie zu schnellerem Verschwinden gebracht werden. Auf stark besonnten Standorten wird jedoch die Braunfärbung in den Blattgelenken an den Befestigungspunkten, wo die Blattdrehung geschieht, lange festgehalten. Lichtmessungen im Botanischen

Garten der Universität Helsingfors am 29. VI. 1936 zeigten, dass die jungen rotgefärbten Endblättchen des zusammengesetzten Blattes fast ebenso licht- und undurchlässig wie die entwickelten und ungefärbten Endblätter der Esche sind.

3) *Mit Hilfe dieser Färbung* sowie der bei starkem Licht eintretenden Schrägstellung der Fiederblättchen können die Blätter im Jugendstadium die am besten geeignete Lichtmenge ausnützen.

4) Bei vermindertem Licht drehen sich die Blätter und die Fiederblättchen infolge der Beweglichkeit in den Befestigungsgelenken während fast der ganzen Assimilationszeit in eine vorteilhaftere Lichtlage und die Schutzfärbung verschwindet.

5) Die Eschenblätter und -Blättchen passen sich daher nicht nur während der ganzen Vegetationsperiode, sondern auch bei Schwankungen innerhalb derselben schnell dem Lichte an.

6) Die Esche kann im Mischbestand besonders in den ersten 10 Jahren mit ihren dünnen grossen Blattspreiten wechselnde Lichtmengen sich zunutze machen. Die dünnen Blattspreiten sind ohne weiteres für Schatten geeignet; in stärkerem Licht findet eine Biegung vom Lichte fort statt, so dass sie auch jetzt unbehindert funktionieren können. Man braucht darum nicht bei der Esche wie bei manchen anderen Bäumen, die einen grösseren Unterschied zwischen Licht- und Schattenblättern aufweisen, mit einer schädlichen Nachwirkung der Lichtverhältnisse des vorhergehenden Jahres und dadurch bedingter Blattstruktur (Schatten- oder Lichtblatt) zu rechnen, die nicht in Übereinstimmung mit den wirklichen Lichtverhältnissen in dem betreffenden Jahre stände.

7) Daher kann die Esche als hochragende und auf äussere Einflüsse schnell reagierende Holzart im Mischbestand durch das Kronengewölbe dringen und so geeignet für konkurrenzfähigen Zuwachs werden. Im *Mischbestand* finden sich Zuwachsmöglichkeiten in verschiedenartigster Umgebung innerhalb einer Lichtmenge bis zu $1/17$ des vollen Tageslichtes (Nordeuropa) während der ersten Wuchszeit mit reichlichem Endosperm im Samen bis zu $1/90$ — $1/120$ des vollen Tageslichtes (Nordeuropa).

Die *Kronenform* kann in ungleichmässigem Licht mit reicherer Ausbildung des Laubwerkes an der Sonnenseite an der Nordgrenze der Esche stark asymmetrisch werden.

B. Der Windfaktor (S. 57—63).

An windigen Stellen wird die Esche ausladend und struppig. Da der Wind die Transpiration im Gipfel beschleunigt, vertrocknen die Sprosse dort leicht in einem trockenen Sommer, an der Nordgrenze bei starkem Bodenfrost auch im Winter. [Dasselbe ist auch bei hohem Grundwasserstand und dadurch veranlasster Einschränkung der Rhizosphäre der Fall.]

Gipfelschäden (auf flachgründigem Boden) verursachen eine strauchartige Wuchsform der Esche. Reibung der Zweige bei Wind führt zu Schäden durch Fäule.

C. Der Temperaturfaktor (63—88).

Die Belaubung tritt (nach ENGLER) nach einer Reihe von warmen Nächten ein. Wenn dann die Wärme gleichmässig ist, wird auch die Streckung gleichmässig, weil der Basalteil der Knospen reichliche Mengen Stärke und Hemicellulose enthält. Meine Versuche mit Austreibung von Seitenknospen haben ergeben, dass diese, wie es scheint, lediglich auf Grund der Reservenahrung und des Wassers eine Blattlänge bis zu ca. 6.5 cm erreichen.

Temperaturvergleichen zeigen, dass die Esche auf Åland sommerklimatologisch die gleichen Temperaturverhältnisse hat wie auf den dänischen Inseln. In Südfinnland kommt die Esche an den nördlichsten Stellen ihres Verbreitungsgebietes infolge des guten Mikroklimas und der guten edaphischen Bedingungen der Standorte (z. B. in Sattula, Tiirismaa, bei Pähkinämäki) fort.

Spätfröste beschädigen bisweilen die Spitzensprosse, so dass die ♂ Bäume in verschiedenen Teilen desselben Individuums verschiedenen Geschlechtscharakter aufweisen und in gewissen Jahren nur männliche Merkmale zeigen können. Auch die Blätter erleiden bei einer Temperatursenkung auf 0° C oder darunter Frostschäden. Die Esche wird an ihrer Nordgrenze durch den Einfluss des atlantischen Klimas, das über die Ostsee die finnische Küste erreicht, begünstigt.

In den Alpen (z. B. südlich vom Vierwaldstättersee bei Flüelen) gibt es Höhenzonen, die den Temperaturzonen an der Nordgrenze der Esche entsprechen. Die Standortswahl der Esche ist in der Weise temperaturbedingt, dass sie in Mischbeständen höher geht: an der Nord- und an der Höhengrenze kommt die Esche daher nur in Mischbeständen fort.

2. Die edaphischen Faktoren.

A. Der Wasserfaktor (S. 88—111).

Die Esche fordert einen funikulären (S. 89) Wasser-Luftzustand des Bodens. Ein solcher Zustand herrscht meist an Abhängen und dort gedeiht wie auch viele andere Pflanzen die Esche am besten. Durch Sickerwasser kann der Boden verdichtet werden, so dass die Esche auf ursprünglich porösem Boden die nötige Feuchtigkeit erhält, wenngleich auch Versumpfung die Folge sein kann. Meine Versuche haben folgendes ergeben:

1) Eine Bodenfeuchtigkeit von 25—30 Gewichtsprozenten Wasser in dem von mir untersuchten sandhaltigen Humusboden ist für *Fraxinus excelsior* optimal und entspricht einem funikulären Wasser-Luftzustand des betreffenden Standortes.

Bei Svartsmara (Åland) scheinen auf *Torfboden* 70—75 Gewichtsprocente Wasser die geeignetste Bodenfeuchtigkeit zu sein.

2) Die Bodenfeuchtigkeit ist für die Länge des Sprosszuwachses bestimmend, weil eine maximale Spannung des Marks (das durch seinen Turgor während des ersten Längenwachstums die Sprosse stützt) erreicht werden muss. Da eine schnelle Vergrößerung der transpirierenden Blattfläche in gewöhnlichen Fällen nicht durch eine vermehrte Wasserzufuhr an jeder Wuchsstelle kompensiert wird, erfahren Stamm- und Blatteile bei stärkerem Sonnenschein eine gewisse Austrocknung. Diesem Vorgang konnte aber bei meinen Versuchen durch Abschirmung und Beschattung entgegengewirkt werden, so dass die vergrößerte relative Feuchtigkeit unter dem Schirm die notwendige Spannung im Zellgewebe gibt. In den Eschenmischbeständen spielt die umgebende Vegetation dieselbe Rolle wie der Schirm bei meinen Versuchen.

Bei zuviel Wasser im Boden werden die Wurzelatmung und die sonstigen fundamentalen Funktionen gestört, so dass ebenso wie bei zu geringer Wasserzufuhr eine Abnahme im Wachstum eintritt.

3) Die 4 ca. 2 m hohen Eschenschösslinge, die bereits in dem Kapitel über das Längenwachstum behandelt und deren Zuwachsgeschwindigkeit graphisch wiedergegeben ist, benötigten bei stagnierendem Längenzuwachs zwei Tage, bis das mit der Giesskanne zugeführte Wasser (= 30 mm Niederschlag) eine in Millimetern messbare Längenzuwachssteigerung hervorrufen konnte.

4) Die Zunahme der Internodienlänge im Frühjahr, die nach der Anlage der grossen Gefässe des Frühholzes und nach der Mobilisierung der Nahrungszufuhr beobachtet werden kann, ist in hohem Grade von dem zunehmenden Turgor abhängig; der Längenzuwachs wechselte bei meinen Bewässerungsversuchen zwischen ca. 1—3.5 cm täglich. Die nach den Gipfeln zu abnehmende Internodienlänge ist eine Folge der abnehmenden Wasser- und Nährstoffvorräte im Boden, bzw. der starken Transpiration der jetzt voll entwickelten Blätter, deren Spaltöffnungsmechanismus langsam reagiert. Infolgedessen sinkt die Wasserreserve des Baumes unter den für den Turgor notwendigen Minimalbetrag.

5) Bei zweimal in Austrocknungsstadien zugeführtem Wasser (30 mm) wurde der jährliche Wachstumsrhythmus in der Weise gestört, dass jedesmal in der Folge der Internodien an der Sprossspitze ein im Vergleich zum unmittelbar vorhergehenden längeres Internodium entstand (vgl. Abb. 11, Internodien bezeichnet mit I u. II).

Auf geeigneten Eschenlokalitäten mit grösserer Wasserzufuhr scheinen derartige zufällige Abweichungen im Zuwachs nicht vorzukommen.

Betreffs Angaben über die Wassermenge an verschiedenen Standorten siehe S. 111.

Die Bodenfeuchtigkeit hat ebenfalls grosse Bedeutung für die Keimlinge, die nur schwer die wasserführenden unteren Bodenschichten erreichen.

Die untersuchten Eschenstandorte in Europa haben hohe Bodenfeuchtigkeit und, da sie in der Nähe von Wasser liegen, meist auch hohe Luftfeuchtigkeit. Die Begleitvegetation spielt dieselbe Rolle wie Abschirmung. An manchen Wasserläufen hat *Fraxinus excelsior* den europäischen Kontinent überqueren können. Berghänge, Flüsse, Seen und Meere bieten die geeignetsten Standorte, wenn nur die anderen Faktoren günstig sind.

B. Der Kohlensäurefaktor (S. 112).

Da der Kohlensäuregehalt in der obersten Bodenschicht und in der Luftschicht unmittelbar über dem Boden am grössten ist, kommen die Keimlinge gut in diesen Schichten fort und ertragen Überschirmung.

C. Die physikalische und chemische Beschaffenheit des Bodens (S. 112—138).

Die physikalischen und chemischen Eigenschaften des Bodens wurden auf verschiedenen Standorten untersucht. Tiefe kalkhaltige feuchte Moränenböden (Ramsholm, S. 120) und mässig feuchte Torfböden auf Kalkgrund (Svartsmara, S. 134 u. 161) erwiesen sich als am besten für die Esche geeignet.

Als kapillare Steighöhe des Wassers wurden ca. 13 cm in feinerem Sandboden, 43 cm in Humusboden auf Eschenstandorten gemessen.

D. Die Durchlüftung des Bodens (S. 138—148).

Die Durchlüftung des Bodens wurde teils bei Überschwemmung, teils bei langdauernder Versumpfung untersucht. *Fraxinus excelsior* wählt in den humiden Verbreitungsgebieten gut geeignete Abhänge, in denen die Beweglichkeit des Wassers die Sauerstoffzufuhr sichert und die relative Diffusionsgeschwindigkeit des Bodens beim Gasaustausch durch Exposition und Bodenfälle beeinflusst wird.

E. Der Nahrungsfaktor (S. 148—156).

Die Stärke der Jahresringe beruht in hohem Grade auf dem Nährstoffgehalt im Sorptionskomplex.

F. Der pH-Faktor (S. 156—174).

Das pH des Substrates wurde mittels 489 Doppelproben bestimmt; pH 5.8 ist für den Wurzelzuwachs der Esche das Minimum, 6.8—6.5 das Optimum, 7.3 das Maximum. Die pH-Kurve zeigt auf kalkarmem Boden jährliche Schwankungen mit geringster Azidität im Frühjahr, höherer Azidität im Sommer. Der Zuwachs beruht u. a. darauf, wie lange das pH im Frühjahr

über dem Minimum bleibt. Mehrere Faktoren wie Temperatur, Niederschläge, Kohlensäureproduktion durch die Mikroorganismen und der allgemeine Zerfall der organischen Bodensubstanz, kapillares saures Grundwasser u. a. beeinflussen das pH. Kalkhaltiger Boden hat jedoch bessere Pufferung. Am meisten werden Keimpflanzen und Jungwuchs durch die Azidität der Oberfläche in ihrem Wurzelzuwachs gehemmt. Die Wurzel wird in saurem Boden oft in scharfem Winkel abgelenkt (undulierte Wurzeln).

Daher wird vor allem die Naturverjüngung mittelst Samen durch die Bodenazidität beeinflusst: das Wachstum stagniert, die Jahresringe werden schmal und gehen ummerklich ineinander über.

III. DER FORTPFLANZUNGSFAKTOR (S. 174—184).

Vegetativ vermehrt sich die Esche durch peripherisch angelegten Stockausschlag, der bisweilen zu sogenannten »runna«-Bildungen führt.

Sexuelle Fortpflanzung tritt bei der Esche ein, wenn beide Geschlechter am Standort vorhanden sind. Der Einfluss der Überbestäubung bei Nahdistanz (einige Zentimeter bis Dezimeter) ist angegeben. Bei Nahdistanz entwickelt sich innerhalb ein und derselben Frucht teils ein Embryo (72 % der Fälle), teils zwei Embryonen (25 % der Fälle), teils drei Embryonen (3 % der Fälle). Der Einfluss der Bestäubung bei Mitteldistanz ist aus Tab. 40 ersichtlich.

Die Frucht.

a) Die Vorreife zeigt nach der Pollination eine rasche Entwicklung der holzigen Fruchtwand.

b) Die Grünreife tritt nach der Befruchtung mit der Entwicklung des Samens ein.

c) Die Vollreife wird an der Nordgrenze der Esche nach der Entlaubung erreicht, wobei die Früchte selbst eine Zeitlang für die Assimilation zu sorgen haben.

Zwischen der umgekehrteiförmigen und der gleichbreiten Fruchtform gibt es zahlreiche Zwischenformen, von denen ca. 24 von mir studiert wurden. Die Grösse der Frucht beruht auf dem Zeitpunkt der Bestäubung und Befruchtung der einzelnen Stempel in der Rispe, da der Nahrungsstrom in höherem Mass erst durch die Bestäubung in die einzelnen Früchte geleitet wird. Die Früchte auf ein und demselben Baum können verschiedene Ernährungsmodifikationen aufweisen. Die Ausbreitung der Früchte in Nah- und Ferndistanz wurde auf isolierten Eschenstandorten untersucht (S. 183). Auf glatter Unterlage (Kies, Wasser, Schneekruste) können die Früchte weit fortgeführt werden.

Unter den Keimungsbedingungen spielt die Feuchtigkeit und das pH des Substrats eine besonders wichtige Rolle.

IV. DIE BIOTISCHEN FAKTOREN (S. 184—191).

Die Begleitvegetation der Eschenstandorte auf Åland wird am Meeresufer durch die säkulare Landhebung, welche allmählich den Boden trockener macht und Arten mit anderer genetischer Konstitution begünstigt, beeinträchtigt. Dies kann grossen Einfluss auf die Eschenkeimlinge haben, welche dann nur mit Schwierigkeit passende Keimbedingungen finden können.

Die Tabellen 13—16, 19—20, 23, 25—26, 28, 30—31 geben näheren Aufschluss über den Deckungsgrad und die wahrscheinliche genetische Konstitution der einzelnen die Esche begleitenden Arten, mit welchen diese in verschiedenen Altersstadien zu konkurrieren hat.

Durch die Streu wird ein Sorptionskomplex von Humus geschaffen, den die Eschenwurzeln am liebsten aufsuchen. Eschenstandorte verschiedener Natur rufen verschiedenartige Wuchsformen hervor, von welchen ich die hochragende Waldesche, die ausladende Form der Esche auf Weideland und die strauchförmige Uferesche besonders erwähnen will.

Den besten Schutz gegen Wind und Austrocknung, Insekten und weidende Tiere gibt der Esche der Mischbestand; ausserdem fördert hier mässiger Schatten die hohe Wuchsform. Bei Konkurrenz (z. B. Wurzelkonkurrenz und Beschattung) sind z. B. die Fichte und Birke im Norden gefährliche Mitbewerber, die bei Bodenverschlechterung allmählich den Bestandestyp verwandeln. Zufällige Beeinträchtigungen durch Tiere führen bei Zerstörung der Knospen zu Zwieselbildung, Wachstumsstörung und Beschädigung der Wurzeln, was sich im Lichterwerden des Bestandes, schmalen Jahresringen und niedrigerer Krone äussert.

Bei der Konkurrenz im Mischbestande hat die Esche in dem Variationsvermögen der Blätter ihre grösste Stärke. Bei gedämpftem Licht assimilieren die Schattenblätter rasch, wobei dasselbe Ergebnis von den Schattenblättern bei 150 wie von den Lichtblättern bei 500 cal./50 cm² je Stunde erreicht wird (nach GABRIELSEN, 1936).

V. DIE KULTURFAKTOREN (S. 191—195).

Der gute Boden auf den Eschenstandorten führt allmählich dazu, dass die Esche durch Beweidung und Ackerbau in verschiedenem Grade zurückgedrängt wird, wobei der Eschenstandort sukzessiv verändert wird:

- 1) durch Hemmung des einzelnen Eschenindividuums bei Zerwühlung des Bodens und der Bodenvegetation, durch teilweise Ausästung, durch Verbiss;
- 2) durch mehr oder minder vollständige Verdrängung von Eschenbeständen bei der Freilegung des Bodens für Beweidung und Ackerbau, wobei sich das pH in saurer Richtung verändert und Graswuchs eintritt (vgl. Abb. 21—24).

(Für angepflanzte Eschen vgl. die Zahlenwerte aus Dänemark S. 194—195.) In dem humiden Gebiet Europas sind die Eschenstandorte an vielen Stellen in Kulturboden verwandelt worden.

VI. DIE MIGRATIONSFAKTOREN (S. 196—197).

Die Esche scheint sich von den Gebirgsgegenden Vorderasiens nach Westen und Nordwesten ausgebreitet zu haben. Nach der Eiszeit ist sie auf Kalkmoräne in feuchten Gebieten weit nach Norden und unter dem Einfluss des atlantischen Klimas bis an die jetzige Nordgrenze vorgedrungen. Europa wurde längs der Wasserläufe und Abhänge durchquert, wo die Esche noch heute meist vorkommt. Längs der vorzeitlichen Ufer des Baltischen Meeres konnte die Esche leicht ihre damaligen nördlichen Standorte in Finnland erreichen, wo sie heute noch isoliert auf guten Böden vorkommt.

VII. FOLGERUNGEN FÜR DEN ANBAU DER ESCHEN (S. 197—200).

Literaturverzeichnis.

Im folgenden sind Arbeiten betreffend die Anatomie, Morphologie und die Parasiten der Esche mitangegeben, trotzdem die entsprechenden Kapitel in meiner Arbeit bei der endgültigen Gestaltung fortgelassen wurden.

Die mit * verzeichneten Arbeiten waren mir nicht im Original zugänglich.

- AALTONEN, V. T. 1926. Über die Umsetzungen der Stickstoffverbindungen im Waldboden. — Commun. Inst. Forest. Fenn. **10**.
- AARNIO, B. 1935. Über den Einfluss von Kalk auf die Reaktion des Bodens und über die Reaktionsschwankungen während der Vegetationsperiode. — Agroteologia Julkaisuja **41**. Helsinki.
- ABROMEIT, J. 1913. Über die Verbreitung der Mistel in Ostpreussen. — Schrift. Physik.-ökon. Ges. Königsberg **53**: 322—323.
- ADAMOVIĆ, L. 1909. Die Vegetationsverhältnisse der Balkanländer. — A. ENGLER & O. DRUDE: Die Vegetation der Erde. Leipzig.
- ANDERSSON, G. 1889. Studier öfver torfmossar i södra Skåne. — Bih. K. Sv. Vet. Akad. Handl. **15**. Afd. III, Nr. 3.
- 1896. Geschichte der Vegetation Schwedens. — ENGLER Bot. Jahrb. **23**: 433—550. Leipzig.
- 1898. Studier öfver Finlands torfmossar och fossila kvartärflora. Mit deutsch. Referat: Studien über die Torfmoore und die foss. Quartärflora Finnlands. — Bull. Commiss. Géol. Finlande, Nr. 8.
- ANDERSSON, G. & BIRGER, S. 1912. Den norrländska florans geografiska fördelning och invandringshistoria. Uppsala.

- ANHEISSER, R. 1900. Ueber die aruncoide Blattspreite. — *Flora* **87**: 64—94.
- ARESCHOUG, FR. 1875—76. Beiträge zur Biologie der Holzgewächse. — *Lunds Universitets Årsskrift* **12**.
- ARNELL, H. W. 1902. Om allmogeträdgårdar i Gästrikland. — *Sv. Trädgårdsfören. Tidskr.* **1902**: 1—24.
- ARNOLD, F. 1900. Zur Lichenenflora von München. 3. Abteil. — *Beih. Ber. Bayer. Bot. Ges.* **7**.
- ARRHENIUS, O. 1920. Öcologiske Studien in den Stockholmer Schären. Stockholm.
- 1922 a. Hydrogenionconcentration, soilproperties and growth of higher plants. — *Arkiv för Bot.* **18**, Nr. 1.
- 1922 b. Bodenreaktion und Pflanzenleben mit spezieller Berücksichtigung des Kalkbedarfs für die Pflanzenproduktion. 18 S., 1 Karte. Leipzig.
- 1923. Absorption of nutrients and plant growth in relation to hydrogen ion concentration. — *Journ. Gener. Physiol.* **1923**: 81—88.
- 1925. Markreaktion och skördeutbyte. — *Meddel. Centralanst. f. Försöksväs. på jordbruksområdet*, Nr. 278. Stockholm.
- 1926. Kalkfrage, Bodenreaktion und Pflanzenwachstum. Leipzig.
- ATKINS, W. R. G. 1922. Some factors affecting the hydrogen ion concentration of the soil and relation to plant distribution. — *Proc. Roy. Dublin Soc., N. Ser.* **16**: 369—434.
- & POOLE, H. H. 1930. Photoelectric measurements of illumination in relation to plant distribution. — *Notes Bot. School. Trinity Coll. Dublin* **4**: 103—117.
- & STANBURY, F. A. 1932. Foto-electric measurements of illumination in relation to plant distribution. Part III: Certain spruce, larch, oak and holm oak woods. — *Ibid.* 145—159.
- BADOUX, H. 1898 a. Lichtversuche mit Deckgittern. Ausgeführt mit 11 Holzarten im Versuchsgarten Adlisberg 1893—97. — *Mitt. schweiz. Centralanst. f. forstl. Versuchswesen* **6**: 29—36. Zürich.
- 1898 b. Untersuchungen über Sickerwassermengen. — *Ibid.* **6**: 37—52.
- BARANETZKY, J. 1901. Ueber die Ursachen, welche die Richtung der Aeste der Baum- und Straucharten bedingen. — *Flora* **89**. Ergänzungsband z. Jahrg. 1901: 138—239.
- BARBEY-GAMPERT, M. 1920. Esquisse de la Flore des Picos de Europa. — *Bull. Soc. Bot. Genève*, 2 ser. **12**: 219—245.
- *BECK, Die Verbreitung der Hauptholzarten im Königreich Sachsen. Nach den Erhebungen der sächsischen forstlichen Versuchsanstalt. (Ref. *Justs Bot. Jahresb.* 1900, **1**, S. 306.)
- BECK, G. v. 1901. Die Vegetationsverhältnisse der illyrischen Länder. — A. ENGLER & O. DRUDE: *Die Vegetation der Erde*. Leipzig.
- BENTHAM, G. 1866. *Handbook of the british flora*. London.
- BERTRAND, C. 1910. Notes sur quelques plantes nouvelles. — *Le Monde des plantes* **12**: 9.
- BEWS, J. W. 1927. Studies in the ecological evolution of the Angiosperms. — *New Phytologist*. Reprint 16. London.
- BLAAUW, A. H. 1915. Licht und Wachstum. II. — *Zeitschr. f. Botanik* **7**: 465—532.
- BLARINGHAM, L. 1905. Action des traumatismes sur les plantes ligneuses. — *C. R. Soc. Biol.* **58**: 445—447.
- BLASS, 1891. Untersuchungen über die physiologische Bedeutung des Siebtheils der Gefässbündel. — *Jahrb. wiss. Bot.* **22**: 253—292.

- BLOMQUIST, A. 1882. Catalogue spécial d'objets forestiers envoyés à l'exposition de Moscou en 1882 par l'institut forestier d'Evois en Finlande. 1882, 20 S. Helsingfors.
- BLYTT, A. 1876. Forsøg til en Theori om Invandringen af Norges Flora under vexlende regnfulde og tørre Tider. Christiania.
- 1893. Zur Geschichte der nordeuropäischen, besonders der norwegischen Flora. — ENGLER Bot. Jahrb. **17**, Beibl. 41.
- BLYTT, M. N. 1861. Norges Flora.
- BODO, F. 1930. Von welchen Faktoren ist das Wachstum der Wurzeln abhängig? — Die Landwirtschaft **1930**: 315—317. Wien.
- BONDE, G. 1756. Tal om asketrådets nytta, hållet för K. Vetenskapsakademien vid praesidii afläggande d. 24 jan. 1756.
- BORNEBUSCH, C. H. 1923. Skovbundsstudier. (Disquisitions on flora and soil of Danish woodlands), I—III. — Det forstl. Forsøgsvæsen, Danmark **1923**: 1—148. Floraen i Askebevoksninger, S. 81.
- 1929. Danmarks Skovtyper. — Acta Forest. Fenn. **34**, Nr. 11.
- BOSHART, K. 1911. Beiträge zur Kenntnis der Blattasymmetrie und Exotrophie. — Flora **1911**.
- BOUCHÉ & MAGNUS 1874. Ueber die Verfrühung der Blüthezeit. — Sitz. Ber. Ges. naturf. Freunde Berlin vom 17. Febr. 1874.
- *BOUGET, J. & DAVY DE VIRVILLE, A. 1926. La tempête du mois décembre 1925, et l'aéronautique végétale. — Rev. gén. de Bot. **38**: 545—551. (Ref. Justs Bot. Jahresb. 1926, 2, S. 266.)
- *BOURQUELOT, E. 1906. Nachweis durch Emulsion spaltbarer Glucoside in Pflanzenstoffen. — Journ. Pharm. et Chim. **23**, Nr. 8 d. Pharm. Ztg., S. 403. (Ref. Justs Bot. Jahresb. 1906, 3, S. 763.)
- BOYSEN-JENSEN, P. 1910. Studier over Skovtræernes Forhold til Lyset. — Tidsskr. for Skovvæsen **22**.
- 1930. Undersøgelser over Stoffproduktionen i yngre Bevoksninger af Ask og Bøg. II. Det forstl. Forsøgsvæsen, Danmark **10**: 365—391.
- *— Über Wuchsstoff in Wurzeln, die mit Erythrosin vergiftet sind. — Planta **1934**, 22. S. 404—410. (Ref. Bot. Cbl., N. F. 25, 1934/35, S. 363.)
- 1936. Über die Verteilung des Wuchsstoffes in Keimstengeln und Wurzeln während der phototropischen und geotropischen Krümmung. — Biol. Medd. Danske Vidensk. Selsk. **13**: 1—31.
- BOYSEN-JENSEN, P. & MÜLLER, D. 1927. Undersøgelser over Stoffproduktion i yngre Bevoksninger af Ask og Bøg. — Det forstl. Forsøgsvæsen, Danmark **9**: 221—268.
- BRENNER, W. 1931 a. Über das Verhalten einiger nordischer Pflanzen zur Bodenreaktion. — Sv. Bot. Tidskr. **25**.
- 1931 b. Om det nordbaltiska siluområdets ostgräns. — Terra **1931**: 219—220.
- BRICK, E. 1913. Die Anatomie der Knospenschuppen in ihrer Beziehung zur Anatomie der Laubblätter. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. **31**: 384—388.
- BRIQUET, J. 1917. Quelques nouveaux cas de dissymétrie foliaire hétérogène et fluctuante. — Arch. sci. phys. et nat. Genève, 4 sér. **44**: 395—399.
- BROCKMANN-JEROSCH, H. 1912. Die fossilen Pflanzenreste des glacialen Delta bei Kaltbrunn bei Uznach, Kanton St. Gallen, und deren Bedeutung für die Auffassung des Wesens der Eiszeit. Leipzig.
- *BUCHET, S. 1921. La variété monophylle du Frêne commun. — Bull. Soc. Bot. France **68**: 543—546. (Ref. Justs Bot. Jahresb. 1921, 1, S. 428.)

- BURGER, H. 1926. Untersuchungen über das Höhenwachstum verschiedener Holzarten. — Mitt. schweiz. Centralanst. f. forstl. Versuchswesen **14**: 29—154. Zürich.
- 1928. Einfluss der Periodizität der Wachstumserscheinungen auf klimatische, pflanzliche und tierische Schädigungen der Holzarten. — Schweiz. Zeitschr. f. Forstwes. **79**: 85—88. Zürich.
- 1930. Holzarten auf verschiedenen Bodenarten. — Mitt. schweiz. Centralanst. f. forstl. Versuchswesen **16**: 50—128. Zürich.
- BUSSE, 1910. Frost-, Ring- und Kernrisse. — Forstwiss. Cbl., N. F. **32**: 74—84.
- BÜHLER, A. 1891. Untersuchung über Sickerwassermengen. — Ibid. **1**: 291.
- 1895. Einfluss der Pflanzzeit. — Ibid. **4**.
- BÜSGEN, v. 1901. Einiges über Gestalt und Wachstumsweise der Baumwurzeln. — Allgem. Forst- u. Jagdzeit. **1901**: 273.
- BÜSGEN, M. 1927. Bau und Leben unserer Waldbäume. 3. Aufl., 173 Abb., 426 S.
- CAJANDER, A. K. 1913. Ueber Waldtypen. — Acta Forest. Fenn. I, Nr. 1. Helsingfors.
- 1916. Metsänhoidon perusteet. I. Porvoo. XXIV + 735 S.
- 1917. Metsänhoidon perusteet. II. Porvoo. VIII + 652 S.
- 1927. Übersicht der finnischen pflanzengeographischen Forschungstätigkeit. — Ann. Soc. Zoolog.-Bot. Fenn. Vanamo **5**.
- CAJANDER, A. K. & ILVESSALO, Y. 1922. Ueber Waldtypen. II. — Acta Forest. Fenn. **20**.
- DE CANDOLLE, ALPH. 1855. Géographie Botanique Raisonnée au Exposition des Faits Principaux et des lois concernant la distribution géographique des plantes de L'Epoque actuelle. Paris.
- DE CANDOLLE, C. 1905. Observations teratologiques. — Bull. travaux Soc. Bot. Genève, Nr. **11**: 4—18.
- CARSTENS, C., 1931. Das Dickenwachstum der Gymnospermen und holzigen Dikotyledonen. — Beih. zum Bot. Cbl. **48**, Abt. I: 97—117.
- CASALI, C. 1899. Aggiunte alla flora del Reggiano. — Nuovo giorn. bot. ital., n. ser. **6**: 258—283.
- CEDERCREUTZ, C. 1927. Studien über Laubwiesen in den Kirchspielen Kyrkslätt und Esbo in Südfinnland. Mit besonderer Berücksichtigung der Verbreitung und Einwanderung der Laubwiesenarten. — Acta Bot. Fenn. **3**.
- CEDERGREN, G. R. 1922. Svall-is och forsdimma, två föga beaktade växtekologiska faktorer. — Bot. Notiser **1922**: 225—236.
- CHODAT, F. 1924. La notion de concentration des ions hydrogène. — Bull. Soc. Bot. Genève, 2, sér. **16**: 36—143.
- CLAUSEN, J. 1922. Studies on the collective species *Viola tricolor* L. II. — Bot. Tidsskr. **37**: 363—416.
- COLIN, E. 1886. De l'application du microscope à la détermination des feuilles de thé, de maté et de coca et des falsifications qu'on leur fait subir. — Journ. Pharm. d'Anvers **8**.
- CORRENS, C. 1928. Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechtes bei den höheren Pflanzen. Berlin.
- COWLES, R. P. 1923. The hydrogen-ion concentration of a creek, its waterfall, swamp and ponds. — Ecology **4**: 402—416.
- DAINEGA, V. 1898. Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Blattes und der Anlage der Gefässbündel. — Flora **85**: 465.
- *DEINES, G. & KLEINSCHMIDT, R. 1933. Mikrobiologische oder physiko-chemische Gründe für die Schwankung der Säuregradzahlen (pH) in Böden. — Arch. f. Mikrobiol. **4**: 271—279. (Ref. Bot. Cbl., N. F. **24**, 1934, S. 290—291.)

- DANIEL, W. 1913. Zur Kenntnis der Riesen- und Zwergblätter. Diss. Göttingen.
- DIETRICH, MARIE, 1926. Die Transpiration der Schatten- und Sonnenpflanzen in ihren Beziehungen zum Standort. — *Jahrb. wiss. Bot.* **65**: 98—194.
- *DIMITRIEW, A. M. 1906. Über einige für das Gouvernement Jaroslawl neue oder seltene Arten (Russisch). — *Bull. Jard. Imp. Bot. St. Pétersb.* **6**: 105—112. (Ref. *Justs Bot. Jahresb.* 1906, 3 A, S. 367.)
- *DINGLER, H. Die Bewegung der pflanzlichen Flugorgane. Ein Beitrag zur Physiologie der passiven Bewegung im Pflanzenreiche. 342 S., 8 Tafeln. (Ref. *Justs Bot. Jahresb.* 1889, 1, S. 85—86.)
- 1905. Versuche und Gedanken zum herbstlichen Laubfall. — *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **23**: 463—475.
- EKLUND, O. 1933. Urkalken i skärgårdshavet och dess betydelse för växterna. — *Terra* **1933**: 87—96. (Schwedisch, S. 96—97 summary in english.)
- EKRHEIM, O. V. 1935. Die Waldgrenzen auf der Haugesund-Halbinsel im westlichen Norwegen. — *Skrifter utgitt av Det Norske Videnskaps-Akademi i Oslo* 70 S., 6 Textfig. u. 4 Taf.
- ELFVING, Fr. 1913. Vedväxterna i universitetets i Helsingfors botaniska trädgård. Inbjudningsskrift. Helsingfors.
- ENGLER, A. 1903. Untersuchungen über das Wurzelwachstum der Holzarten. — *Mitt. schweiz. Centralanst. f. forstl. Versuchswesen* **7**. Zürich.
- 1911. Untersuchungen über den Blattaussbruch und das sonstige Verhalten von Schatten- und Lichtpflanzen der Buche und einiger anderer Laubhölzer. — *Ibid.* **10**: 105—188.
- ENQUIST, F. 1924. Sambandet mellan klimat och växtgränser. — *Geol. Fören. Stockh. Förh.* **46**: 202—213.
- 1929. Studier över samtidiga växlingar i klimat och växtlighet. — *Svensk Geogr. Årsbok*. (Schwed. m. engl. Zusammenf.)
- ERB, L. 1929. Über die Bodenverhältnisse der Viehweiden im Hochschwarzwald. — *Mitt. Bad. Geolog. Landesanst.* **10**: 261—289.
- ESKOJA, P. u. a. 1929. Kalksten i Finland. — *Geotekniska meddelanden av Geologiska Kommissionen i Finland* Nr. 21. Helsingfors.
- ETTINGSHAUSEN, C. v. 1877. Die fossile Flora von Sagor in Krain, 2 Teil. — *Denkschr. Math.-naturwis. Cl. Kais. Akad. Wiss. Wien*, **37**: 56.
- FANKHAUSER, F. 1909. Grosse Eschen. — *Schweiz. Zeitschr. Forstwesen* **60**: 276—278. Bern.
- FEHÉR, D. 1927. Untersuchung über die Kohlenstoffernährung des Waldes. — *Flora* **1927**: 316—333.
- 1930 a. Untersuchungen über den zeitlichen Verlauf der Mikrobentätigkeit im Waldboden. — *Arch. f. Mikrobiol.* **1**: 464—492.
- 1930 b. Mikrobiologische Untersuchungen über den Stickstoffkreislauf des Waldbodens. — *Ibid.* **1**: 381—417, 9 Textabb.
- 1932. Untersuchungen über die Pflanzenassoziationsverhältnisse und Aziditätsgrad der Waldtypen des norwegischen Lapplands (Finmarken). — *Magy. Tud. Akad. Math. Természett. Közl.* **48**: 581—630. (Ungar. m. deutsch. Zusammenf.)
- 1933. Die Verwendung der elektrometrischen pH-Messung zur quantitativen Ermittlung der Keimzahl der Böden. — *Arch. f. Mikrobiol.* **4**: 257—270.
- & BOKOR, R. 1929. Biochemische Untersuchungen über die biologische Tätigkeit der sandigen Waldböden auf der Ungarischen Tiefebene. — *Magy. Tud. Akad. Math. Természett. Ert.* **46**: 127—170.

- *FEHÉR, D. & KISZELY, Z. 1932. Experimentelle Untersuchungen über die mikrobiologischen Grundlagen der Schwankungen der Bodenazidität. — Arch. f. Mikrobiol. **3**: 609—633; 10 Textabb. (Ref. Bot. Cbl., N. F. **23**, 1933, S. 319.)
- & SOMMER, G. 1928. Untersuchungen über die Kohlenstoffernährung des Waldes. II. — Biochem. Zeitschr. **199**: 253—271.
- FEHÉR, K. K. 1933. Untersuchungen über die Pflanzenassoziationsverhältnisse einiger mittel- und nordeuropäischer Waldböden mit besonderer Berücksichtigung der jahreszeitlichen Schwankungen der Bodenazidität. — Erdészeti Kiserletek **34**: 1—63. (Ungar. m. deutsch. Zusammenf.)
- FISCHER, A. 1888. Glycose als Reservestoff der Laubhölzer. — Bot. Zeitung, **1888**: 405—417.
- 1890. Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse. — Jahrb. wiss. Bot. **22**: 73—160.
- FLÖT, L. 1917. Recherches sur la naissance des feuilles et sur l'origine foliaire de la tige. — Rev. Gén. Bot. **19**.
- FRANCK, B. 1885. Ueber die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. **1885**: 135.
- FRIS, G. P. 1891. Ask i rene Bevoksninger. — Tidsskr. for Skogsvæsen **3**: 68—74.
- 1896. En Tilvækst- og Udbytteoversigt for Ask. — Ibid. **8**: 104—114.
- 1925. Lidt om askens vækstforhold, særlig i blandingsskov. — Dansk Skovforenings Tidsskrift. **10**: 419—428.
- *FÖLDES, J. 1890. Mikor kél a kórisfa magja? (Wann keimt der Same der Esche?) — Erdészeti Lapok. (Forstliche Blätter. Organ des Landes-Forstvereins Budapest.) **29**: 513—515. (Ungarisch.) (Ref. Justs Bot. Jahresb. 1890, **1**, S. 47.)
- GABRIELSEN, E. K. 1936. Om løvbladenes energiomsætning under kulsyreassimilationen og dens afhængighed af belysningens kvalitet. — Särtryck vid Nordiska (19. skandinaviska) naturforskarmötet i Helsingfors 1936.
- *GAEDECKE, K. 1907. Das Füllgewebe des mechanischen Ringes. Dissert. Berlin. (Ref. Justs Bot. Jahresb. 1908, **1**, S. 541.)
- *GAGNEPAIN, F. 1894. Nouvelles notes tératologiques. — Bull. Soc. Bot. France **41**: 605—611. (Ref. Justs Bot. Jahresb. 1894, **2**, S. 217.)
- *— 1925. L'origine probable des variétés monophylles ou hétérophylles des feuilles multifoliolées. — Bull. Soc. Bot. France **72**: 123—125. (Ref. Justs Bot. Jahresb. 1925, **2**, S. 173—174.)
- *GANDOGGER, M. 1875. Flore Lyonnaise et des departements du Sud-Est, comprenant l'analyse des plantes spontanées et des plantes cultivées comme industrielles ou ornementales avec l'indication de quelques-unes de leur propriétés principales précédée de notions élémentaires sur la Botanique, conformément au Programme du Baccalauréat es sciences. Paris, Lyon. 8 vo. **54**: 322 S. (Ref. Justs Bot. Jahresb. 1875, S. 683.)
- GEETE, E. 1933. Om virke till skidor. — Norrlands skogsvårdsförbunds tidskrift. Festskrift, S. 77—96. Stockholm.
- GERLACH-PARSONS, V. & EULEFELD, V. 1928. Mitteilungen über Beobachtungen des Eschenkrebses. — Der Deutsche Forstwirt. **10**: 65, 96.
- GERTZ, O. 1918. Skånes zooecidier. — Lunds Univer. Årsskrift, N. F., Avd. 2., Bd. 14, Nr. 26, S. 47.
- GIESSLER, ALF., 1927. Geschlechtswechsel bei *Salix*. — Mitt. Deutsch. Dendr. Ges. **57**—59.

- GINTI, W. & REINITZER, F. 1883. Ueber die Bestandteile der Blätter von *Fraxinus excelsior* L. — Sitz. Ber. Math.-Naturw. Cl. Akad. Wiss. Wien **86**, Abth. 2: 854—871.
- GOIRAN, A. 1894. Una erborizzazione nel Trentino. — Bull. Soc. Bot. Ital. **1894**: 266—268.
- GOLDSCHMIDT, R. 1920. Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Berlin.
- 1928. Einführung in die Vererbungswissenschaft. Berlin.
- GOLICYN, W. Fürst, 1905. Notizen über die Verbreitung von *Asperula odorata* L. — Acta Hort. Botan. Univ. Imp. Jurjev. **6**: 87—89. (Russisch.)
- GOTTLIEB, E. Untersuchung über die elementare Zusammensetzung einiger Holzarten in Verbindung mit calorimetrischen Versuchen über ihre Verbrennungsfähigkeit. — Journ. f. prakt. Chemie, N. F. **28**: 385—421.
- GRADMAN, H. 1928. Untersuchungen über die Wasserverhältnisse des Bodens als Grundlage des Pflanzenwachstums, I. — Jahrb. wiss. Bot. **69**: 1—100.
- GRAEBNER, P. 1901. Die Heide Norddeutschlands. — A. ENGLER & O. DRUDE: Die Vegetation der Erde. Leipzig.
- GRANT, A. W. 1910. Askbestånd i sydvästra Finland. — Medd. Soc. F. Fl. Fenn. **36**: 81—82, 226—227.
- *GREGUSS, P. 1926. Die Verteilung der Geschlechtsorgane bei dem Haselnusstrauche. — Botan. Közlem. **23**: 158—161. (Ungar. m. deutsch. Zusammenf.) (Ref. Bot. Cbl., N. F. 12, 1928, S. 83.)
- *— 1927. Die Pollenkörner von diözischen und monözischen Pflanzen. — Math. Term. Ert. **44**: 378—394. (Ungar. m. deutsch. Zusammenf.) (Ref. Bot. Cbl., N. F. 13, 1928, S. 389.)
- GURSKY, A. V. 1928/29. The root systems of *Fraxinus excelsior* L., *F. pensylvanica* Marsh. and *Acer Negundo* L. on the black soils of Kuban. — Bull. appl. Bot. Leningrad, **21**: 145—183. (Russ. m. engl. Zusammenf.)
- GUSTAFSON, F. G. 1923. Studies on the hydrogen ion concentration of plant juices. — Papers Mich. Acad. Sci., Arts a. Lett. **2**: 49—52.
- 1927. Plant distribution as affected by the hydrogen ion concentration of the soil. — Ibid. **6**: 237—246.
- HABERLANDT, G. 1875. Beiträge zur Kenntnis der Lenticellen. — Sitz. Ber. Akad. Wiss. Wien, **72**, 1. Abt. 29 S., 1 Taf.
- HALÁCSY, E. v. 1894. Botanische Ergebnisse einer Forschungsreise in Griechendland. I. Beitrag zur Flora von Epirus. — Denkschr. Ak. Wiss. Math.-natw. Kl. **61**: 217—268.
- HALDEN, B. E. 1926. Tre för Hälsingland nya kärlväxter jämte några andra växtfynd från södra Hälsingland. — Sv. Bot. Tidskr. **20**: 65—67.
- 1928. Asken (*Fraxinus excelsior* L.) vid sin svenska nordgräns. — Skogsvårdsföreningens Tidskrift **1928**: 846—881.
- HANN, J. 1901. Lehrbuch der Meteorologie. Leipzig.
- HANSRIG, A. 1903. Phyllobiologie nebst Übersicht der biologischen Blatttypen von einundsechzig Siphonogamen-Familien, mit 40 Abbild. im Text. 486 S. Leipzig.
- HÅRD AV SEGERSTAD, F. 1935. Pflanzengeographische Studien im nordwestlichen Teil der Eichenregion Schwedens, I und II. — Arkiv för Botanik **27**, A, Nr. 1, S. 1—405.
- HARTIG, TH. 1851. Vollständige Naturgeschichte der forstlichen Culturpflanzen Deutschlands. 580 S. mit 104 Kupfertaf. Berlin.

- HAUCH, L. A. 1932. Ask I. Træartens Förhold til Klima og Jordbund samt Faren ved større rene Askebevoksninger. 19 S., 4 Textabb. København.
- 1933. Ask II. Træartens Förekomst i Sønderjylland og Jylland. 36 S., 5 Textabb., 4 Kart.
- HAUSEN, H. 1912. Stenräkningar på Åland. — Geol. Fören. Stockh. Förh. **33**: 495.
- HAUSEN, R. 1916. Ålands forntid. I. Helsingfors.
- *HAUSER, M. 1932. Polarität und Blütenverteilung. — Botan. Abhandl. Jena. 1932, H. 24, 68 S, 37. Fig. (Ref. Bot. Cbl., N. F. 22, 1832/33, S. 73.)
- HAUSSKNECHT, C. 1895. Symbolae ad floram graecam. — Mitth. Thür. **1895**: 43—54.
- *HEER, O. 1883. Flora fossilis arctica. Bd. VII. Flora fossilis Grönlandica. Teil II. (Ref. Bot. Cbl., 1883, Nr. 24, S. 339.)
- HEIKINHEIMO, O. 1940. Metsäpuiden taimien kasvatus taimitarhassa. — Commun. Inst. Forest. Fenn. **29**: 1—97. (Deutsch. Ref. S. 90—97.)
- HEILBORN, O. 1930. Temperatur und Chromosomenkonjugation. — Sv. Bot. Tidskr. **24**.
- HEINRICHER, E. 1908. Über Androdiöcie und Andromonöcie bei *Lilium croceum* Chaix. und die systematischen Merkmale dieser Art. — Flora, N. F. **73**: 363—378.
- HESELMAN, H. 1904. Zur Kenntnis des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen. Eine physiologisch-biologische und pflanzengeographische Studie. — Beih. zum Bot. Cbl. **17**, Heft 3: 311—460, 5 Taf., 29 Textabb.
- 1910. Om vattnets syrehalt och dess inverkan på skogsmarkens försumpning och skogens växtlighet. Über den Sauerstoffgehalt des Bodenwassers und dessen Einwirkung auf die Versumpfung des Bodens und das Wachstum des Waldes. — Mitt. forstlich. Versuchsanstalt Schwedens **7**. Stockholm. (Deutsch. Ref. S. 93—125.)
- 1917. Studier över Salpeterbildningen i naturliga jordmåner och dess betydelse i växtekologiskt avseende. — Meddel. Statens Skogsförsöksanstalt **13—14**. Stockholm.
- 1932. Om klimatets humiditet i vårt land och dess inverkan på mark, vegetation och skog. (Über die Humidität des Klimas Schwedens und ihre Einwirkung auf Boden, Vegetation und Wald.) — Ibid. **26**: 515—559. (Schwed. m. deutsch. Zusammenf.)
- HEUMANN, 1912. Beitrag zur Bestimmung der forstwirtschaftlich wichtigsten Eschenarten nach den Früchten. — Mitt. Deutsch Dendrol. Ges. **21**: 71—76.
- *HILF, J. F. 1927. Wurzelstudien an Waldbäumen. Die Wurzelausbreitung und ihre waldbauliche Bedeutung. Hannover. (Ref. Justs Bot. Jahresb. 1927, 1, S. 466—467.)
- HILGARD, E. W. 1888. Ueber den Einfluss des Kalkes als Bodenbestandteil auf die Entwicklungsweise der Pflanzen. — Forsch. Agr. W. B. Heidelberg, **1888**: 185—195.
- HINZE, G. 1901. Ueber die Blattentfaltung bei dicotylen Holzgewächsen. — Beih. zum Bot. Cbl. **10**: 224—256.
- HJELMQVIST, H. 1940. Studien über die Abhängigkeit der Baumgrenzen von den Temperaturverhältnissen unter besonderer Berücksichtigung der Buche und ihrer Klimarassen. Akad. Abh. S. 1—247. Lund.
- HJELT, H. 1923. Conspectus Florae Fennicae. — Acta Soc. F. Fl. Fenn. **51**.
- HOAGLAND, D. R. & DAVIS, A. R. 1923. The composition of the cell sap of the plant in relation to the absorption of ions. — Journ. Gen. Physiol. **1923**: 629—646.
- HÖHNEL, F. v. 1879. Ueber die Transpirationsgrößen der forstlichen Holzgewächse mit Beziehung auf die forstlich-meteorologischen Verhältnisse. — Mitt. Forstl. Versuchswesen Oesterreichs. Bd. II, 1., 44 S. 4°. Wien.

- HÖHNEL, F. v. 1882. Ueber die nachträgliche Entstehung von Trichomen an Laub. — Beiträge zur Pflanzenanatomie und Physiologie. — Bot. Zeitung **40**: 145—149.
- *—»— Ueber den Ablösungsvorgang der Zweige einiger Holzgewächse und seine anatomischen Ursachen. — Mitt. forstl. Versuchswesens für Oesterreich **3**, 14 S. (Ref. Justs. Bot. Jahresb. 1887, 1, p. 93.)
- HOFMANN, E. 1928. Urgeschichtliche Pflanzenreste aus niederösterreichischen Höhlen und Tumulis. — Österreich. Bot. Zeitschr. **77**: 135—146.
- HOFMEISTER, W. 1858. Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. — Jahrb. wiss. Bot. **1**: 89—188.
- HOSS, W. 1932. Die Methoden der Messung der Wasserstoffionenkonzentration im Hinblick auf botanische Probleme. — Beih. zum Bot. Cbl., Abt. 1, **49**: 1—98.
- HOVARD, C. 1913. Les Zoocécidies des Plantes d'Europe et du Bassin de la Méditerranée. Tome I—II et Supplement: 1909—1912 (Tome troisième).
- HULTH, J. M. 1899. Ueber einige Kalktuffe aus Westergötland. Inaug. Diss. Repr. Bull. Geol. Inst. Upsala, Nr. 7.
- HUSTICH, I. 1940. Tallstudier sommaren 1939 i Enare och Utsjoki. — Acta Soc. F. Fl. Fenn. **62**, N:o 6.
- HÄRDTL, H. 1927. Licht und Schwerkraft in ihrer Wirkung auf die Stellung des Laubblattes. — Beitr. Biol. d. Pfl. **15**: 275.
- HÄYRÉN, E. 1900. Längs-zonerna i Ekenäs skärgård. — Geogr. För. Tidskr. **12**.
- »— 1902. Studier öfver vegetationen på tillandningsområdena i Ekenäs skärgård. — Acta Soc. F. Fl. Fenn. **23**, Nr. 6.
- »— 1909. Björneborgstraktens vegetation och kärlväxtflora. — Ibid. **32**, Nr. 1.
- »— 1929—1931. Einige Flechtenfunde aus Estland. — Mem. Soc. F. Fl. Fenn. **6**: 122—128.
- ILJIN, W. S. 1932. Zusammensetzung der Salze in der Pflanze auf verschiedenen Standorten. Kalkpflanzen. — Beih. zum Bot. Cbl., Abt. 1., **50**: 95—137.
- »— 1936. Zur Physiologie der kalkfeindlichen Pflanzen. — Ibid. **54**: 569—598.
- INDEICH, J. F. & NIRSCHKE, H. 1895. Lehrbuch der mitteleuropäischen Forstinsektenkunde. Als 8. Auflage von J. T. C. RATZBURGS Die Waldverderber und ihre Feinde in vollständiger Umarbeitung herausgegeben. Bd. I, II. Wien.
- JACCARD, P. 1925. Géotropisme, poids spécifique et structure anatomique des branches d'un frêne pleureur (*Fraxinus excelsior* var. *pendula*). — A. Branches dressées à géotropisme négatif. — Veröff. Geobot. Inst. Rübel, Zürich **3**: 724—745.
- *JAHNE, L. 1881. Die chemische Zusammensetzung einiger Waldsamen. — Cbl. Ges. Forstw., **8**. n. **9**. (Ref. nach Cbl. f. Agric.-Chemie, **11**: 106.)
- JARUSSOW, S. 1928. Wirkung und Nachwirkung des Kalkes auf den Podsolböden. — Journ. Landw. - Wissensch. Moskau **5**: 659—672, 10 Tab. (Russ. m. deutsch. Zusammenf.)
- JEDLIŃKI, W. 1928. Über Pflanzenassoziationen, Bestandestypen und Grenzen der Verbreitungsgebiete als naturwissenschaftliche Grundlagen der Forstbetriebseinrichtung. Warszawa.
- JOHANSSON, A. W. 1917. Studier öfver Ålands klimat. — Fennia **39**, N:o 8. (Schwedisch m. deutsch. Zusammenf.)
- JOHANSSON, K. 1915. Några exempel på fyllomorfi hos *Ulmus*, *Fraxinus* och *Acer*. — Sv. Bot. Tidskr. **9**: 244—245.
- JONSSON, B. 1910. Om vikariat inom växtriket vid näringsberedning. 33 S. Lund.
- KALLIOLA, R. 1935. Saarnen kasvupaikoilla Kalvolassa. — Luonnon Ystävä **1935**.

- KAUFHOLZ, E. 1888. Beiträge zur Morphologie der Keimpflanzen. — Inaug. Diss. Rostock. 52 S. 8°. Mit 4 Doppeltaf.
- KEILHACK, K. 1886. Die norddeutsche Diluvialflora. — Bot. Cbl. **1886**: 53—55.
- KELLER, C. 1905. Untersuchungen über die Höhenverbreitung forstschädlicher Tiere in der Schweiz. — Mitt. schweiz. Centralanst. f. forstl. Versuchswesen **8**: 3—80. Zürich.
- KERÄNEN, J. 1934. Lämpöoloista puiden ja eräiden pensaiden kasvupaikkojen pohjoisilla rajoilla Suomessa (Conditions of temperature at the northernmost limits of trees and some bushes in Finland.) — Repr. Acta forest. Fenn. **40**: 1—18. (Finnisch, S. 19—22 engl. summary.)
- KIEFFER, J. J. 1902. Über drei neue Cynipidengallen. — Cbl. f. Bakter. **8**, Abt. II: 639—640.
- KIHLMAN, A. OSW. 1890. Pflanzenbiologische Studien aus Russisch Lappland. — Acta Soc. F. Fl. Fenn. **6**, Nr. 3.
- KIVINEN, E. 1935. Über die Ungleichmässigkeit des Ackerbodens. — Agrogeologia Julkaisuja **37**. Helsinki.
- KLEBS, G. 1914. Über das Treiben der einheimischen Bäume, speziell der Buche. — Abh. Heidelb. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl., Abt. III, S. 1—114.
- KMONITZEK, E. 1930. Die Einwirkung eines Buchen- und Fichtenunterbaus auf den Bodenzustand und die Zuwachsleistung von Kieferbeständen. — Forstwiss. Cbl. **1930**: 843, 878, 913, 952. Berlin.
- KNY, L. 1895. Ueber die Aufnahme tropfbar-flüssigen Wassers durch winterlich-entlaubte Zweige von Holzgewächsen. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. **13**: 361—375.
- KOCH, M. 1910. Beiträge zur Kenntnis der Höhengrenzen der Vegetation im Mittelmeergebiete. Halle a. S.
- KOHL, G. F. 1881. Vergleichende Untersuchung über den Bau des Holzes der Oleaceae. Inaug. Diss. 33 S. Leipzig.
- KOLKWITZ, R. 1919. Über das Schicksal des Chlorophylls bei der herbstlichen Laubverfärbung. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. **37**: 3.
- KORNERUP, A. & MUNDT, H. 1920. Aske-Gavntrae. — Dansk Skovforenings Tidsskr. **4**: 1—29.
- KOSTYTSCHEW, S. 1906. Zur Frage über die Wasserstoffausscheidung bei der Atmung der Samenpflanzen. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. **24**: 436—441.
- KRABBE, G. 1882. Über die Beziehungen der Rindenspannung zur Bildung der Jahrringe und zur Ablenkung der Markstrahlen. — Sitz. Ber. K. Preuss. Akad. Wiss. Berlin. **1882**: 1093—1143.
- KRAŠAN, F. 1888. Ueber continuirliche und sprungweise Variation. — ENGLER Bot. Jahrb. **9**: 380—428. Leipzig.
- KRAUS, C. 1882. Untersuchung über den Säftedruck der Pflanzen. — Flora **1882**: 524.
- KRAUS, G. 1866. Ueber den Bau trockener Pericarprien. — Jahrb. wiss. Bot. **5**: 83—126.
- KRÜGER, FR. 1892. Ueber die Wandverdickungen der Cambiumzellen. Inaug. Diss. Rostock. 18 S. 4°.
- KRZYKIEWICZÓWNA, WANDA. 1928. Przyczynę do morfologii i anatomii jesionu (Matériaux pour la morphologie et l'anatomie de *Fraxinus excelsior*). Lwow.
- KUJALA, V. 1924 a. Berechnungen über die Länge der Laubperiode der Laubbäume und Blühzeiten der Bäume in Finnland. — Commun. Inst. Forest. Fenn. **7**.

- KUJALA, V. 1924. *B. Tervaleppä (Alnus glutinosa (L.) Gaertn.) Suomessa. Kasvimaantieteellinen tutkimus.* S. 3—269. Helsinki.
- KUPFFER, K. R. 1930. Die pflanzengeographische Bedeutung des Ostbaltischen Gebietes. — Ber. Fr. Ver. f. Pflanzengeogr. u. system. Bot. **1930**: 1—31. 8 Tab. u. Karten.
- KURTZ, F. 1893. Ueber Pflanzen aus dem norddeutschen Diluvium. — Jahrb. K. Preuss. Geol. Landesanst. **1893**: 13—16.
- KÜHN, O. 1917. Das Austreiben der Holzgewächse und seine Beeinflussung durch äussere Faktoren. — Jahrb. wiss. Bot. **57**: 1—16.
- KÜSTER, E. 1903. Cecidologische Notizen. 2. Über zwei einheimische Milbengallen: *Eriophyes diversipunctatus* und *E. fraxinicola*. — Flora **92**: 380—395.
- KÖPPEN, FR. TH. 1888—89. Geographische Verbreitung der Holzgewächse des europäischen Russlands und des Kaukasus. Theil. I. **XXVI** + 668 S.; II, IV + 592 S. St. Petersburg.
- KÖHL, F. 1909. Versuche über den Heliotropismus von Holzgewächsen. — Sitz. Ber. Akad. Wiss. Wien. Abt. I, **118**: 1295—1336.
- KÖPPEN, W. 1918. Klassifikation der Klimate nach Temperatur, Niederschlag und Jahreslauf. — Petermanns Mitteil. **64**: 243—248, mit 1 Karte und 7 Diagr.
- & WEGENER, A. 1924. Die Klimate der geologischen Vorzeit. IV + 225 S. Berlin.
- LAIBACH, F. 1936. Über den Einfluss des Lichtes auf das Reaktionsvermögen der Pflanze gegenüber Wuchsstoff. — Jahrb. wiss. Bot. **83**: 324—339.
- LÄGERBERG, T., LINKOLA, K. & VÄÄNÄNEN, H. 1940. Pohjolan Luonnonkasvit. 3 Abt., *Araliaceae-Compositae*. Porvoo, Helsinki.
- LÄKON, G. 1911. Zur Anatomie und Keimungsphysiologie der Eschensamen. — Naturwiss. Zeitschr. Forst- u. Landw. **9**: 285—298. 5 Textabb.
- 1913. Die Beeinflussung der Winterruhe der Holzgewächse durch die Nährsalze. — Zeitschr. f. Bot. **1913**: 561—582. 2. Textfig.
- LAKOWITZ, C. 1925. Bildungsabweichungen an Pflanzen. — Ber. Westpreuss. Bot.-Zool. Ver. Danzig. **47**: 64—66. 5 Textabb.
- LAMARLIÈRE, GÉNEAU DE. 1892. Sur l'assimilation comparée des plantes de même espèce développées au soleil ou à l'ombre. — C. R. Acad. Sci. Paris. **115**: 369.
- LANGLET, O. 1930. Einige eigentümliche Schädigungen am Kieferwald nebst einem Versuch, ihre Entstehung zu erklären. — Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. u. Pflanzenschutz **40**: 261—265, 2 Textfig.
- LANGNER, 1928. Über die Verteilung der Stärke in Laubblättern zu verschiedenen Tageszeiten. — Jahrb. wiss. Bot. **67**: 291—333.
- LAPIE, G. 1907. Sur les caractères écologiques de la végétation dans la région occidentale de la Kabylie du Djurjura. — C. R. Acad. Paris **144**: 580—582.
- LEO-ANDERLIND, 1884. Mittheilungen über die Waldverhältnisse Griechenlands. — Allg. Forst- u. Jagdzeit. **1884**: 175—186.
- LINDQUIST, B. 1938. Dalby Söderskog. — Svenska Skogsvårdsföreningens förlag. S. 1—273. Sthlm. (Deutsch. Zusammenf. S. 259—273.)
- LINGELSHEIM, A. 1907. Vorarbeiten zu einer Monographie der Gattung *Fraxinus*. — Inaug. Diss. Rostock. — Sonderabdr. ENGLER Bot. Jahrb. **40**, Heft. 2, 43 S. Leipzig.
- 1915. Neue Bildungsabweichungen bei Eschen. — Sonderabdr. Mitt. Deutsch. Dendrol. Ges. N:o **24**: 67—70, 5 Abb.

- LINGELSHHEIM, A. 1916. Die Fluoreszenz wässriger Rindenauszüge von Eschen in ihrer Beziehung zur Verwandtschaft der Arten. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. **34**, H. 9: 665—673.
- 1919 a. Notizen über *Fraxinus*. — Sonderabdr. Mitt. Deutsch. Dendr. Ges. Nr. 28. 5 S. 1 Textabb.
- 1919 b. Ueber die Stammpflanzen der Eschenmanna. — Sonderabdr. Apotheker-Zeitung, N:o 22, 2. S.
- 1920. Oleaceae-Oleoideae-Fraxineae und Oleaceae-Oleoideae-Syringaceae. — ENGLER: Das Pflanzenreich. Regni vegetabilis conspectus. IV. 243, I u. II. S. 1—125 mit 87 Einzelbildern in 22 Figuren und einer Verbreitungskarte. Leipzig.
- 1923. Bemerkungen über rumänische und bulgarische Eschen. — Sonderabdr. Österreich. Bot. Zeitschr. **1923**, N:o 9—10: 349—353, 1 Textabb.
- LINKOLA, K. 1914. Lisätietoja Kuopion pitäjän kasvistosta. — Acta Soc. F. Fl. Fenn. **39**, Nr. 5.
- 1916 und 1921. Studien über den Einfluss der Kultur auf die Flora in den Gegenden nördlich vom Ladogasee. Teil I, II. — Ibid. **45**.
- 1920. Kysely pähkinäpensaana ja sinivuokon levenemisestä eri osissa maataamme. — Luonnon Ystävä **1920**.
- 1922. Zur Kenntnis der Verteilung der landwirtschaftlichen Siedlungen auf die Böden verschiedener Waldtypen in Finnland. — Acta forest. Fenn. **22**.
- 1924 a. Suomen kasviston historia. — Oma maa, 2 Aufl., Bd. 5.
- 1924 b. Waldtypenstudien in den Schweizer Alpen. — Veröff. Geobot. Inst. Rübel, Zürich **1**: 139—224.
- 1931. Über die Hauptzüge der Vegetation und Flora in den Gegenden nördlich vom Ladogasee. — Mem. Soc. F. Fl. Fenn. **7**: 68—84, 13 Karten.
- 1934 a. Hattulan saarnet. — Eripainos Metsätaloudellisesta Aikakauskirjasta Nr. 8, S. 1—8. Helsinki.
- 1934 b. Die Flatterulme (*Ulmus laevis* Pall.) in der Gegend des Vanajavesisees. — Acta forest. Fenn. **40**: 1—49.
- 1936. Ängsväxternas rotsystem på olika ståndorter. — Särtryck, Nordiska (19 skandinaviska) naturforskarmötet i Helsingfors 1936.
- LINSBAUER, L. 1901. Untersuchungen über die Durchleuchtung von Laubblättern. — Beih. zum Bot. Cbl. **10**: 53—89 u. 143.
- LIPPMAN, TH. 1928. Über Pigmenttypen und ihre Bedeutung für die Anthocyaninfrage. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. **46**: 267—277.
- LOEW, O. 1932. Die physiologische Funktion des Kalziums. — Angew. Bot. **14**: 169—182.
- LOHWAG, H. 1910. Beitrag zur Kenntnis der Zeit der ersten Blütenanlage bei Holzpflanzen. — Österreich. Bot. Zeitschr. **60**: 369—376.
- LUDWIG, F. 1897. Beiträge zur Phytarithmetik. — Bot. Cbl. **71**: 257—265, 5 Fig.
- LUNDEGÅRDH, H. 1916. Physiologische Studien über die Baumarchitektonik. — K. Sv. Vet. Akad. Handl. **56**, Nr. 3: 1—64, 11 Taf.
- 1925. Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. VIII + 402 S., 113 Abb. im Text und 2 Karten. Jena.
- 1932. Die Nährstoffaufnahme der Pflanze. VIII + 374 S., 79 Abb., 5 Taf. Jena.
- MARTIN-SANS, E. 1929. Fascies chez le *Fraxinus excelsior* L. Quelques remarques sur la fasciation. — Bull. Soc. Bot. France, **76**: 740—757.

- MASSALONGO, C. 1894. Sopra alcune milbogalle nuove per la flora d'Italia. — Bull. Soc. Bot. Ital. **1894**: 8—11. Beih. IV, S. 293.
- MATTEI, G. E. 1902. Areonatica vegetabile. — Bull. Orto Bot. Univ. Napoli **1**, Fasc. 3: 311—331, Fig.
- *MEEHAN, TH. 1881. Color in Autumn Leaves. — Proc. Acad. Nat. Sci., Philadelphia, Part. III: 454—456. (Ref. Justs Bot. Jahresb. 1881, 2, S. 307.)
- MELCHERS, G. 1932. Untersuchungen über Kalk- und Urgebirgspflanzen, besonders über *Hutchinsia alpina* (L.) R. Br. und *H. brevicaulis* Hoppe. — Österreich. Bot. Zeitschr. **81**: 81—107, 7 Textabb.
- MERZ, H. 1900. Korrespondenz zu »F. Noll, Ueber die Körperform etc.«. — Naturwiss. Rundschau, **15**: 428.
- METZGER, A. A. TH. 1927. Zur Kenntnis des nordbaltischen Kambro-Silurs auf Åland und im südwestlichen Küstengebiet Finnlands. — Fennia **47**, Nr. 12.
- MIKOSCH, K. 1876. Beiträge zur Anatomie und Morphologie der Knospendecken dicotyler Holzgewächse. — Sitz. Ber. K. Akad. Wiss. Wien **74**, Abt. I., S. 723—755, mit 3 Taf.
- MISLOWITZER, E. 1928. Die Bestimmung der Wasserstoffionenkonzentration von Flüssigkeiten. Ein Lehrbuch der Theorie und Praxis der Wasserstoffzahlmessungen in elementärer Darstellung für Chemiker, Biologen und Mediziner. 375 S., 184 Fig. Berlin.
- MOLISCH, H. 1888. Zur Kenntnis der Thyllen, nebst Beobachtungen über Wundheilung in der Pflanze. — Sitz. Ber. Akad. Wiss. Wien **97**, Abt. I., S. 264—298, mit 2 Taf. — 1908. Über ein einfaches Verfahren, Pflanzen zu treiben (Warmbadsmethode). — Ibid. **117**, Abt. I., S. 87—117, mit 2 Tafeln.
- MOLL, J. W. 1876. De invloed van celdeeling en celstrekking op den groei. — Acad. Proefschrift. 88 S., mit 2 lithogr. Curventafeln. Utrecht.
- MOLOSEW, A. I. 1927. Über die Frühlingsvorhersage der Aufblühzeit von Wild- und Kulturpflanzen. — Trudy Schatil. Sel.-Chos. Op. Stanz. Orel. **20**, 96 S., 1 Diagr. (Russisch.)
- MOSS, C. E. 1913. Vegetation of the Peak District. Cambridge University Press. 235 S., 38 fig. and 2 col. maps.
- MOSS, C. E., RANKIN, W. M. & TANSLEY, A. G. 1910. The woodlands of England. — The New Phytologist, **9**: 113—149.
- MURRAY, C. D. 1927. A Relationship between circumference and weight in trees and its bearing on branching angles. — Journ. Gen. Physiol. **10**: 725—729.
- *MUSSAT, E. 1876. Sur la structure de quelques bois indigènes. — Bull. mens. Soc. Linnéenne de Paris, Séance du 5 juillet et du 8 nov. 1876. (Ref. Bull. Soc. Bot. France, T. 24, 1877. Rev. bibliogr., S. 4.)
- MÜLLER, N. J. C. 1866. Das Wachstum des Vegetationspunktes von Pflanzen mit decussirter Blattstellung. — Jahrb. wiss. Bot. **5**: 247—290.
- 1876. Ueber die Einwirkung des Lichtes und der strahlenden Wärme auf das grüne Blatt unserer Waldbäume. IV. Heft der botanischen Untersuchungen des Verfassers. 123 S., 2 Taf. u. 7 Holzschn. Heidelberg.
- MÜNCH, E. & DIETERICH. 1925. Kalkeschen und Wasserreschen, m. 2. Abb. u. 4 Tab. — Forstl. Wochenschr. Silva **13**: 130.
- MÖBIUS, M. 1920. Die Entstehung der schwarzen Färbung bei den Pflanzen. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. **38**: 252—260.
- NATHORST, A. G. 1894. Eine Probe aus dem Torflager bei Lauenburg an der Elbe. — Naturw. Wochenschr. **9**: 533—534.

- NEUWEILER, E. 1910. Untersuchungen über das Vorkommen prähistorischer Hölzer in der Schweiz. Ein Beitrag zur Geschichte unseres Waldes. — Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich **55**: 156—202.
- 1931. Die Pflanzenreste aus dem spätbronzezeitlichen Pfahlbau »Sumpf« bei Zug. — Ibid. **76**: 116—132.
- NICOLOFF, TH. 1910. Sur les feuilles juvéniles des jeunes plantules et des rameaux adventifs. — Rev. Gén. Bot. **22**: 113—124, mit 6 Textfig.
- NIELSEN, N. & HARTELIUS, V. 1933. Undersøgelser over *Aspergillus niger*. Vækst ved forskellig Brintion-koncentration med og uden tillsætning af vækststof B. — Medd: Carlsb. Labor. Nr. **15**: 1—22.
- NIEMANN, W. 1932. Über Beziehungen zwischen Blattgrösse und Spaltöffnungszahl in Abhängigkeit von der Bodenfeuchtigkeit. — Angew. Bot. **14**: 1—27.
- NIKLEWSKI, B. 1933. Über den Einfluss von Kolloidstoffen auf die Entwicklung einiger Kulturpflanzen. — Jahrb. wiss. Bot. **78**: 431—482.
- NOAK, FR. 1893. Der Eschenkrebs, eine Bacterienkrankheit. — Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. **1893**: 193—199.
- *NOBBE, F. & HÄNLEIN, H. 1877. Ueber die Resistenz von Samen gegen die äusseren Factoren der Keimung. — Mittheil. aus der pflanzenphysiol. Versuchsstation Tharand, XXI. Landw. Versuchsstation, **20**: 72—96. (Ref. Justs Bot. Jahresb. 1877, S. 669.)
- NORDHAUSEN, M. 1912. Über Sonnen- und Schattenblätter. 2. Mitteilung. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. **30**: 483—503.
- OLSEN, C. 1923. Studier over Skovjordens Surhedsgrad. — Dansk Skovforen. Tidsskr. København **8**: 23—53, 11 Abb.
- 1925. Studier over Jordbundens Brintionconcentration og dens Betydning for Vegetationen, særlig for Plantefordelingen i Naturen. — Medd. Carlsb. Labor. **15**: 1—159.
- 1928. On the significance of hydrogenion concentration for the cycle of nitrogen transformation in the soil. — C. R. Trav. Labor. Carlsberg 1928, 17, Nr. 8, 21 S., 3 Fig.
- OPPERMANN, A. & BORNEBUSCH, C. H. 1923—1926. Det forstlige Forsøgsvæsen i Danmark **8**: 20.
- & — 1928. Højskov af Ask. Det Forstl. Forsøgsvæsen i Danmark. Beretning Nr. 89, Bd. 10. S. 31—81 dänisch, S. 82—84 französisch, mit 11 Textfig.
- PALIBINE, J. W. 1908. Contribution à l'histoire de la flore de la Transcaucasie occidentale. — Bull. Herb. Boiss., 2 série, t. **8**: 445—458.
- PALLA, E. 1899. Ueber die Gattung *Phyllactinia*. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. **17**: 64—72.
- PALMGREN, A. 1912. *Hippophaë rhamnoides* auf Åland. — Acta Soc. F. Fl. Fenn. **36**, Nr. 3.
- 1915—1917. Studier öfver löfängsområdena på Åland. Ett bidrag till kännedomen om vegetationen och floran på torr och på frisk kalkhaltig grund. I. Vegetationen; II. Floran; III. Statistisk undersökning af floran. — Ibid. **42**.
- 1921. Die Entfernung als pflanzengeographischer Faktor. — Ibid. **49**, Nr. 1.
- 1922 a. Zur Kenntnis des Florencharakters des Nadelwaldes. Eine pflanzengeographische Studie aus dem Gebiete Ålands. — Acta Forest. Fenn. **22**.
- 1922 b. Über Artenzahl und Areal sowie über die Konstitution der Vegetation. Eine vegetations-statistische Untersuchung (Übersetzung von des Verfassers: Studier öfver löfängsområdena på Åland III. Statistisk undersökning av floran. 1917). — Ibid. **22**.

- PALMGREN, A. 1925. Die Artenzahl als pflanzengeographischer Charakter sowie der Zufall und die säkulare Landhebung als pflanzengeographische Faktoren. — *Acta Bot. Fenn.* **1**, sowie *Fennia* **46**, Nr. 2.
- 1927. Die Einwanderungswege der Flora nach den Ålandsinseln. — *Acta Bot. Fenn.* **2**, 1—197, 56 Kart.
- PARSONS, TH. 1919. Notes on the effects of shell fire on trees in woods in France. — *Kew. Bull.* **1919**: 231—233, mit 2 Taf.
- PAX, F. 1886. Ueber den Ursprung der europäischen Waldbäume. — *Gartenflora* **35**: 317—328.
- 1905. Aganóci köviült növényzet. (Die fossile Flora von Gánóc bei Poprád.) — *Növénytani Közlemények* **4**: 89. (Ungarisch, S. 19—64 deutsch.)
- PAX, P. 1908. Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Karpathen. — A. ENGLER & O. DRUDE: *Die Vegetation der Erde*. Leipzig.
- PETERSEN, O. G. 1898. Nogle Undersøgelser over Träernes Rodliv. — *Overs. Kgl. D. Vidensk. Selsk. Forh.* **1898**: 1—57. (Avec un résumé en français, S. 58—68.)
- 1908. Forst. botanik. Paa Grundlag of Forelæsninger ved den Kgl. Veterinær og Landbohøjskole. 442 S., 230 Fig. København.
- PETROWSKY, A. Catalogue des plantes spermatophytes et sporophytes du gouvernement de Jaroslaw. — *Bull. Soc. Natural. Moscou.* **48**, Nr. 4: 297—309.
- PIROTTA, R. 1883. Sulla struttura del seme nelle Oleacee. — *Rendiconti R. Inst. Lomb. di Sci. e Lett.*, ser. III, Vol. 16, fasc. 15, 8°. 9 S. Milano.
- POHL, F. 1926. Vergleichende Anatomie von Drainagezöpfen, Land- und Wasserwurzeln. — *Beih. zum Bot. Cbl.*, **42**: Abt. 1—2.
- PORKKA, O. 1936. Om markandningens dagliga förlopp. — *Särtryck vid nordiska (19. skandinaviska) naturforskarmötet i Helsingfors 1936*.
- PRAEGER, R. L. 1908. The British Vegetation Committee in the West of Ireland. — *The Naturalist* Nr. 622, November, S. 412—416.
- PRINGSHEIM, E. 1931. Lageveränderungen an Blättern nach Symmetriestörungen. — *Flora* **26**: 61—110, 21 Textabb.
- 1936. Das Rätsel der Erdabkochung. — *Beih. zum Bot. Cbl.* **55**, 100—121.
- RADDE, G. 1899. Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Kaukasusländern. — A. ENGLER & O. DRUDE: *Vegetation der Erde*. III. Leipzig.
- RAINIO, A. J. 1926. Über die Intersexualität bei der Gattung *Salix*. — *Annal. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo* **5**, Nr. 2: 165—275, 14 Taf., 35 Textfig.
- RAMANN, E. & WILL, H. 1883. Beiträge zur Statik des Waldbaues: 5. Die wilde Akazie, 6. Die Esche. — *Zeitschr. Forst- und Jagdwesen* **1883**: 91—99 u. 244—251.
- RANCKEN, T., 1927. Asken på Åland. — *Forstlig Tidskr.* **44**, Helsingfors.
- RAUTERBERG, E. 1931. Die Wirkung des Kalkes in physikalisch-chemischer Hinsicht auf den Boden. — *Fortschr. d. Landwirtsch.* **6**: 680—686, 3 Textabb., 1 Tab.
- RÄUBER, A. 1910. Die natürlichen Schutzmittel der Rinden unserer einheimischen Holzgewächse gegen Beschädigungen durch die im Walde lebenden Säugetiere. — *Jen. Zeitschr. f. Naturwiss.* **46**: 1—76.
- REINKE, J. 1874. Ueber die Function der Blattzähne und die morphologische Wertigkeit einiger Laubblattsnectarien. — *Bot. Zeitung* **1874**: 47 u. 59.
- 1876. Beiträge zur Anatomie der an Laubblättern, besonders an den Zähnen derselben vorkommenden Secretionsorgane. — *Jahrb. wiss. Bot.* **10**: 117—178, mit 2 Taf.
- RENVALL, A. 1912. Die periodischen Erscheinungen der Reproduktion der Kiefer an der polaren Waldgrenze. — *Acta Forest. Fenn.* **1**: XII + 154 S.

- RESA, FR. 1877. Ueber die Periode der Wurzelbildung. — Inaug. Diss. 37 S. Bonn.
- REUTER, Hofgärtner, 1878. Resultate der Samenvermischung verschiedener Gehölz-varietäten. — Monatsschr. d. Ver. zu Beförd. d. Gartenb. v. Wittmack, S. 181.
- REYNIER, A. 1908. La Sainte-Baume visitée en 1903—1906 par un botaniste suisse. — Bull. Soc. Sci. Nat. de Provence, II:me année, 1:er fasc., 6 S.
- RICHARDSON, A. D. 1904. Abnormal Phyllotaxis of Ash.—Gard. Chron., Ser. 3, vol 36: 133, 55 Fig.
- RIPPEL, A. 1919. Der Einfluss der Bodentrockenheit auf den anatomischen Bau der Pflanzen. — Beih. zum Bot. Cbl. 36: 187—260.
- RITTER, G. 1919. Der allgemeine und spezielle phänologische Einfluss des Meeres. — Beih. zum Bot. Cbl. 36, Abt. 1.
- ROBERT, E. 1878. Entomologie et botanique (cantharides et morilles). — Les Mondes, 47: 430—432.
- ROBINOVE, J. J. & LA RUE, C. 1928. The hydrogen ion concentration of the habitats of the Bryophytes and Pteridophytes of the Douglas Lake region. — Papers Michigan Acad. Sci. Arts a. Lett. 9.
- ROHWEDER, H. 1934. Beiträge zur Systematik und Phylogenie des Genus *Dianthus*. — ENGLER Bot. Jahrb. 66: 249—366.
- »— 1936. Die Bedeutung der Polyploidie für die Anpassung der Angiospermen an die Kalkgebiete Schleswig-Holsteins. — Beih. zum Bot. Cbl. 54: 507—519.
- ROSENKRANZ, F. 1925. Die Esche im Wiener Wald. — Bl. f. Naturkunde u. Naturschutz 12: 4—5.
- »— 1928. Die Esche (*Fraxinus excelsior*) auf den Bergen des Wiener Waldes. — Österreich. Bot. Zeitschr. 77: 280—284, 1 Textabb.
- ROSTRUP, E. 1893. Beretning til Finansministeriet om en till Odsherred Skovdistrikt i Oktober 1893 foretagen Rejse for at undersøge de der forefundene Svampeangreb. Als Manuscript gedruckt. Kopenhagen.
- »— 1900, Botaniske Bidrag i »Affaldsdynger fra Stenalderen i Danmark«, Paris. Kiöbenhavn, Leipzig, Fol.
- ROTH, L. v. 1889. Pflanzen aus den alluvialen Kalktuffbildungen aus dem Comitæ Krassô-Szörény. — Ber. Kgl. Ung. Geol. Anstalt 1888, S. 93—94. Budapest. (Ungarisch.)
- RUDOLW, F. 1891. Eine Missbildung an Pflanzen, hervorgebracht durch Insekten. — Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1: 287—296.
- RULF, P. 1884. Ueber das Verhalten der Gerbsäure bei der Keimung der Pflanzen. — Zeitschr. f. Naturw. Halle, 4. Folge, 3. Bd., 1 H., S. 40—66.
- RUSSELL, E. J. 1936. Boden und Pflanze. XIII + 446 S., 123 Tab. Dresden und Leipzig.
- SANIO, C. 1857. Vergleichende Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Korkes. — Jahrb. wiss. Bot. 2: 39—108.
- SAPORTA, G. DE. 1881. Die Pflanzenwelt vor dem Erscheinen des Menschen. Aus dem Französischen übersetzt von Carl Voigt. 397 S., mit 118 Holzstichen und 13 Taf. Braunschweig.
- »— 1888. Origine paléontologique des arbres cultivées ou utilisées par l'homme. — Bibl. scientif. contemp. 350 S., 44 figs. Paris.
- SAX, K. & ABBE, E. C. 1932. Chromosome numbers and the anatomy of the secondary xylem in the Oleaceae. — Journ. Arnold Arboretum 13. Nr 1, S. 37—48, 2 textfig.

- SCHAAR, F. 1890. Die Reservestoffbehälter der Knospen von *Fraxinus excelsior*. — Sitz. Ber. Akad. Wiss. Wien **99**: 291—299, 1 Taf.
- SCHÄFFER, C. 1895. Ueber die Verwendbarkeit des Laubblattes der heute lebenden Pflanzen zu phylogenetischen Untersuchungen. — Abhand. Naturw. Ver. Hamburg **13**, 10 S., Doppeltafel.
- SCHAFFNIT, E. & VOLK, A. 1928. Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Physiologie verschieden ernährter Pflanzen. — Landw. Jahrb. **67**: 305—329.
- SCHARFETTER, R. 1929. Projektionsatlas. Reihe A. Botanik. Heft 1: Die Verbreitung europäischer Waldpflanzen. I. Graz. (Leuschner & Lubensky). 27 S., 20 Karten u. 20 Filme in einem Rähmchen.
- SCHATILOW, J. 1893. Siebzigjährige Erfahrung über den Waldanbau im Tschernosömgebiete. St. Petersburg, (Russ.).
- SCHELL, J. 1874. Physiologische Rolle der Gerbsäure. 4°, 136 S. mit 2 Taf. Kazan. (Russ.).
- SCHERER, P. E. 1904. Studien über Gefässbündeltypen und Gefässformen. — Beih. zum Bot. Cbl. **16**: 67—110.
- SCHERF, E. 1930. Über die Rivalität der boden- und luftklimatischen Faktoren bei der Bodentypenbildung. — Ann. Inst. Hungar. Geol. **29**: 1—87 (deutsch), 1932, 1—90 (ungarisch), 4 Fig., 1 Taf.
- SCHILLER, J. 1903. Über Assimilationserscheinungen der Blätter anisophyller Sprosse. — Österreich. Bot. Zeitschr. **53**: 439—445, 475—480.
- SCHLECHTENDAL, D. v. 1893. Beobachtungen über das Bräunen der Blätter unserer Laubbölzer durch freilebende Phyllocoptinen (Gallmilben), — Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. **5**: 1—7, Taf.
- 1916. Eriophydocecidien, die durch Gallmilben verursachten Pflanzengallen. — Zoologica **24**: 295—498. Mit Taf. VII—XXIV/I—XVIII und 34 Textfig.
- SCHMIDT, W. 1918. Die Verbreitung von Samen und Blütenstaub durch die Luftbewegungen. — Österreich. Bot. Zeitschr. **67**: 313—328, mit 1 Textfig.
- 1932. Die Wälder von Talysch. — Mitt. Deutsch. Dendrol. Ges. **44**: 179—183, 2 Taf.
- SCHODER, A. 1932. Über die Beziehung des Tagesganges der Kohlensäureassimilation von Freilandspflanzen zu den Aussenfaktoren. — Jahrb. wiss. Bot. **76**: 441—484, 26 Textfig.
- SCHRAMM, R. 1912. Über die anatomischen Jugendformen der Blätter einheimischer Holzpflanzen. — Flora **104**: 225—295.
- SCHUBERT, 1922. Über die Schattenfestigkeit der Holzarten. — Forstwiss. Cbl. **44**: 285—290.
- SCHÜEPP, O. 1929. Untersuchungen zur beschreibenden und experimentellen Entwicklungsgeschichte von *Acer Pseudoplatanus*. — Jahrb. wiss. Bot. **70**: 743—804.
- SCHULZ, A. 1892. Beiträge zur Morphologie und Biologie der Blüten. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. **10**: 395.
- SCHUMANN, C. 1873. Dickenwachstum und Cambium. Historisch-experimentelle Untersuchungen. — Inaug. Diss. 40 S.
- SCHWARZ, O. 1936. Die Vegetationsverhältnisse Westanatoliens. Mit 7 Tafeln und 2 Karten. — ENGLER Bot. Jahrb. 1935—36, Bd. 3—4, S. 297—436.
- SCHÖN, E. 1911. Om fynd af silurblock utanför Sundsvall. — Geol. Fören. Stockh. Förh. **33**. H. 4.
- SELLAND, S. K. 1904. Om vegetationen i Granvin. — Nyt Magaz. f. Naturv. **42**.

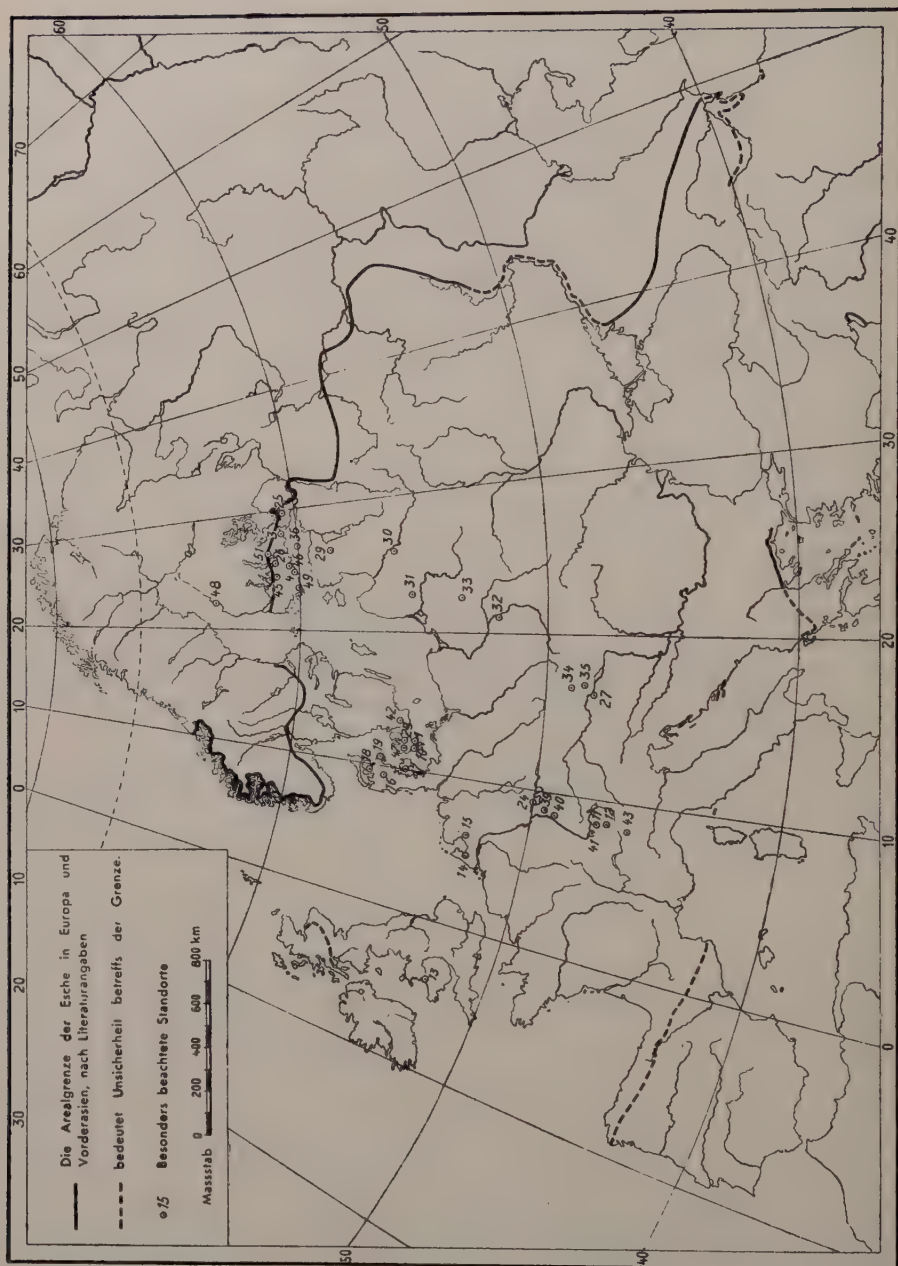
- SENET, 1888. Der Erdboden nach Entstehung, Eigenschaften und Verhalten zur Pflanzenwelt. Ein Lehrbuch für alle Freunde des Pflanzenreichs, namentlich aber für Forst- und Landwirth. 158 S. Hannover.
- SERNANDER, R. 1901. Den skandinaviska vegetationens spridningsbiologi. Uppsala.
- 1919. Den svenska hagens historia. Föredrag vid Sv. Betes- och Vallföreningens sammanträde den 18 mars 1919, (gedruckt in Lantbruksveckans handlingar, S. 167).
- SITENSKY, FR. 1896. Phytopalogické Poznámky. — Vestník král. České Společnosti Nauk. Frida mathematicko-prirodovedecká. 20 S. m. Holzschn.
- SLIJPER, E. J. 1932. Über pliozäne Hölzer aus dem Ton von Reuver (Limburg, Holland). — Rec. Trav. Bot. Néerl. 29: 18—35, 5 Abb.
- *SOBITSCHESKY, W. T. 1887. Materialien zur Forstgeographie Russlands. I. Die natürlichen Verbreitungsgrenzen der Linde, des Spitzahorns und der Esche im russischen Reiche. — Jahrb. des St. Petersburger Forst-Instituts. I, S. 151—183 (Russisch). [Ref. von V. Herder (St. Petersburg) in Bot. Cbl. 36, 1888, S. 120—122.]
- SOÓ, R. v., 1929. Die Bedeutung der Genökologie in der Entstehung der Pflanzenarten. — Debreceni Szemle (Revue de Debrecen) 1929: 282—286 (Ungarisch).
- 1931. Beiträge zur Kenntnis der Vegetation des Balatongebietes. III. — Magyar Biol. Inst. Munkái. 4: 293—319 (Ungar. m. deutsch. Zusammenf.).
- SORAUER, G. F. L. Askefröets Spiring. — Tidsskr. f. Skovvæsen 6. Række A., S. 62—70.
- SORAUER, P. 1877. Studien über die Ernährung der Obstbäume. I. Nährstofflösung. — Wittmack, Monatsschrift des Vereins zur Beförderung des Gartenbaues. 20: 58—64. Berlin.
- STAHL, E. 1900. Der Sinn der Mycorhizenbildung. Eine vergleichend-biologische Studie. — Jahrb. wiss. Bot. 1900: 539—668.
- STWINSKI, W. 1924. Zielone jeziora pod Wilnem. Die grünen Seen bei Wilna. Beiträge zur Kenntnis der Flora der Umgebung von Wilna. II. 234 S., mehrere Taf., 1 Karte.
- STAUB, M. 1893. Die Flora des Kalktuffes von Gánóc. — Földtani Közlöny, 23: 162—167 ungarisch, 219—254 deutsch. Mit 3 Abb., Budapest.
- STOLLER, J. 1911. Beiträge zur Kenntnis der diluvialen Flora (besonders der Phanerogamen) Norddeutschlands, II, Lauenburg a. E. (Kuhgrund). — Jahrb. Kgl. Preuss. Geolog. Landesanst. 32, T. I, H. 1., S. 109—144.
- STROBL, P. G. 1884. Flora der Nebroden. — Flora, Neue Reihe, 42: 521.
- STÄLFELT, M. G. 1925. Die Lichtökonomie der arktischen Pflanzen. — Sv. Bot. Tidsskr. 19: 192—214, mit 7 Diagr. im Text.
- 1932. Der stomatäre Regulator in der pflanzlichen Transpiration. — Planta 17: 22—85, 15 Textabb.
- TALIEW, W. 1900. Ueber die russischen myrmekophilen Pflanzen. — Bot. Cbl. 84: 222—224.
- TAMMES, T. 1903. Die Periodizität morphologischer Erscheinungen bei den Pflanzen. — Verh. K. Akad. Wetensch. Amsterdam, 2 Sect., Deel 9, Nr. 5, 150 S., 1 Taf.
- *TANFILJEW, G. J. 1892. Ueber den Zusammenhang zwischen der Vegetation und dem Boden, nach Beobachtungen im Gouvernement Woronesch (Russisch). — Ber. St. Petersb. Naturf. Ges., Bot. Abth., 22: 80—95. (Ref. Justs Bot. Jahresb. 1893, 2, S. 84—85.)
- *— 1905. Die südrussischen Steppen. Résultats scientifiques du Congrès International de Botanique, Vienne 1905. Wissenschaftliche Ergebnisse des Internationalen Botanischen Kongresses, Wien, 1905: 381—388. (Ref. Justs Bot. Jahresb. 1906, 3 A, S. 595.)

- TANSLEY, A. G. 1912. An Ecological Study of a Cambridgeshire Woodland. — Journ. Linn. Soc. London **40**, Nr. 276, S. 339—384, mit 6 Taf. u. 1 Textfig.
- & ADAMSON, R. S. 1913. Reconnaissance in the Cotteswolds and the Forest of Dean. — Journ. Ecology **1**, Nr. 2, S. 81—89.
- THEORIN, P. 1878. Några rön om avsöndring af vätskor i växtens knoppar och från dess unga blad. 4°. Göteborg.
- TIDERSTRÖM, I. 1923. The Floral Alphabet of the Celts. — Torreyia **23**: 43.
- TISCHLER, G. 1935. Die Bedeutung der Polyploidie für die Verbreitung der Angiospermen. — ENGLER Bot. Jahrb. **67**: 1—36.
- TOLLAN, I. 1937. Skoggrenser på Nordmøre. — Meddel. Nr. 20 fra Vestlandets forstlige forsøksstation. 143 S., 57 fig., 2 kart. Bergen.
- TORGÅRD, S. 1924. Studien über die Morphologie und Baumechanik der Oleaceen-Blüte. Akad. Abhandl. Kalmar, 175 S., mit 23 Textfig.
- TSCHOPP, CH. 1927. Allgemeine und besondere Gedanken zur Blütenökologie. Promotionsarb. Eidg. Techn. Hochschule Zürich. 145 S.
- TURESSON, G. 1926. Die Bedeutung der Rassenökologie für die Systematik und Geographie der Pflanzen. — Fedde, Repert. Beih. **41**: 15—37, mit 23 Textabb.
- *TUZSON, J. 1931. Der Untergang ausgedehnter Buchenwälder im Zalaer Komitat. — Erdészeti Kisérletek (Forstl. Versuche), **33**: 127—134, 234—241, 2 Taf. (Ungar. u. deutsch.) (Ref. Bot. Cbl., N. F. 23, 1933, S. 98.)
- URSPRUNG, A. 1907. Abtötungs- und Ringelungsversuche an einigen Holzpflanzen. — Jahrb. wiss. Bot. **44**: 287—349.
- VARTIOVAARA, U. 1936. Iakttagelser rörande sönderdelningen av cellulosa genom mögelsvampar. — Särtryck vid nordiska (19. skandinaviska) naturforskarmötet i Helsingfors 1936.
- VATER, 1927. Die Bewurzelung der Kiefer, Fichte und Buche. — Tharand. Forstl. Jahrb. **78**: 65—86.
- VE, S. 1930. I. Skogstræernes forekomst og høidegrenser i Årdal. Plantegeografiske og bygdehistoriske studier. 94 S. med 40 billeder i teksten og et skogkart. — Meddel. Nr. 13, Bd 4, Hefte 3 fra Vesterlandets forstlige forsøksstation. Bergen.
- 1940. II. Skog og treslag i Indre Sogn fra Lærdal til Lillefjell. Med ei utgreiding um gran i Sogn. 244 S., 56 fig., 2 kart. — Meddel. Nr. 23. Bd 7. Hefte 1. fra Vestlandets forstlige forsøksstation. Bergen.
- VEH, R. v. 1931. Untersuchungen und Betrachtungen zum Blattstellungsproblem. — Flora, N. F. **25**: 83—154.
- VIERHAPPER, F. 1927. Vergleichende Betrachtungen über die Pflanzendecke Skandinaviens und der Ostalpen. — Veröff. Geobot. Inst. Rübel, Zürich **4**: 144—196.
- VRIES, H. DE. 1876. Ueber Wundholz. — Flora **1876**, Nr. 6, 7, 8 u. 9., mit 3 Taf.
- VUILLEMIN, P. 1897. Association du Chaetophoma oleacina et du Bacillus Oleae. — Bull. Soc. Mycol. France **13**, Fasc. **1**: 44—45.
- VÖCHTING, H. 1880. Ueber Spitze und Basis an den Pflanzenorganen. — Bot. Zeitung **1880**, Nr. 35 u. 36.
- WAGNER, C. 1928. Lehrbuch der theoretischen Forsteinrichtung, Berlin.
- WAHLGREN, A. 1914. Skogsskötsel. Stockholm.
- WARMING, E. 1916—17. Den danske Plantevækst. 3. Skovene. B. T. Bd. 35. København.
- WATT, A. S. 1925. On the ecology of British beechwoods with special reference to their regeneration. Part II, Sections II and III. The development and structure of beech communities on the Sussex Downs. — Journ. Ecology **13**: 27—73, mit 4 Textfig.

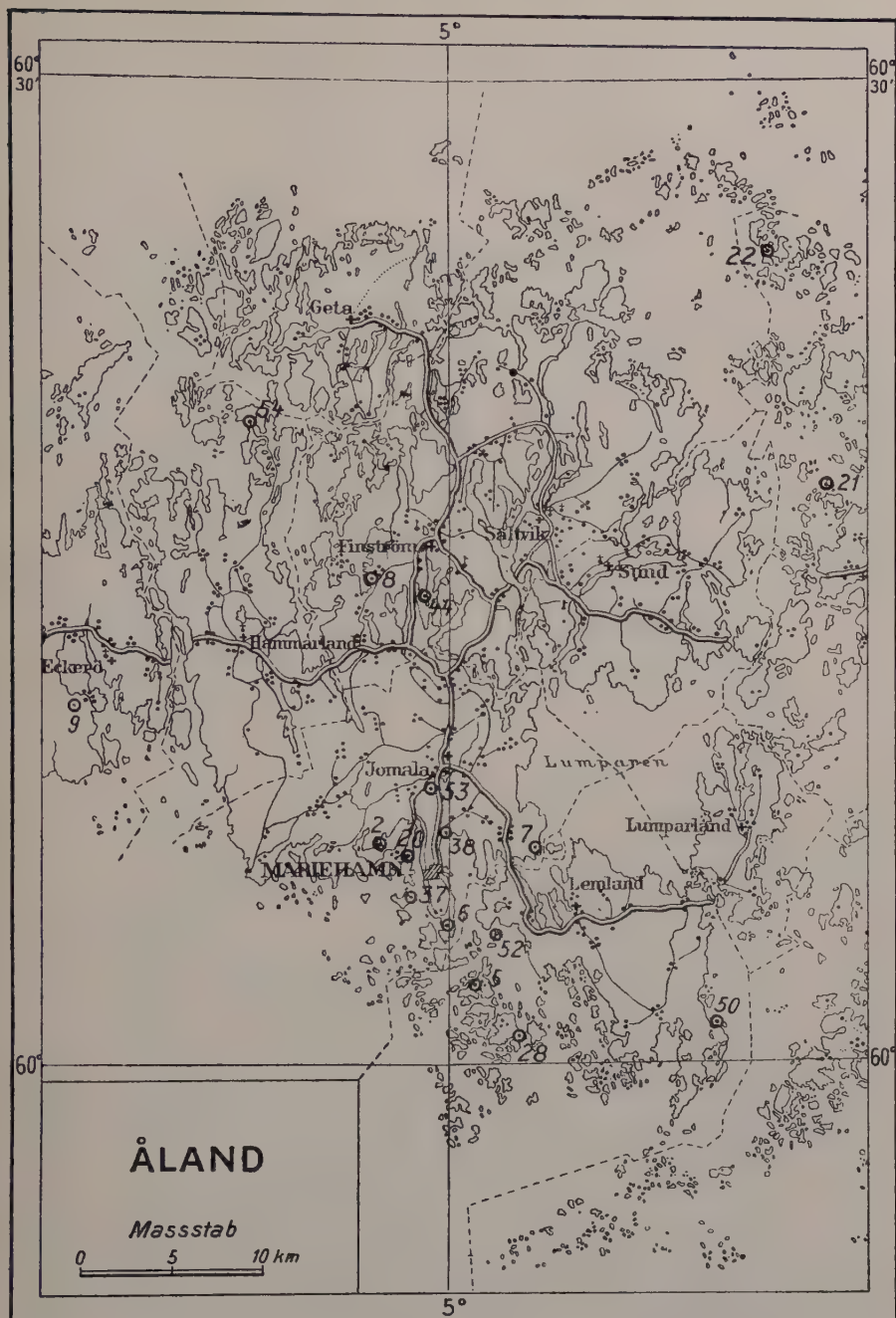
- WEBER, F. 1909. Untersuchungen über die Wandlungen des Stärke- und Fettgehaltes der Pflanzen, insbesondere der Bäume. — Sitz. Ber. Akad. Wiss. Wien, Abt. I., **118**: 967—1031.
- WEBER, G. F. Th. 1928. Vergleichend-morphologische Untersuchungen über die Oleaceenblüte. — *Planta* **6**: 591—658, 46 Textabb.
- WEHRLI, L. 1894. Ueber den Kalktuff von Flurlingen bei Schaffhausen. — Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich **39**: 275—292. 1 Tafel.
- WEIS, FR. Nogle Undersøgelser over Askens krav til Jordbunden. — Dansk Skovforenings Tidsskr. **12**: 282—355.
- WEISS, A. 1864. Untersuchungen über die Zahlen- und Grössenverhältnisse der Spaltöffnungen. — Jahrb. wiss. Bot. **4**: 125—196.
- WEISSE, A. 1894. Neue Beiträge zur mechanischen Blattstellungslehre. — Ibid. **26**: 236—294.
- WENZIG, TH. 1883. Die Gattung *Fraxinus* Tourn. — ENGLER Bot. Jahrb. **4**: 165—188, 1 Tafel.
- WERNER, O. 1928. Farbstoffbildung im Blatt bei supramaximaler Temperatur. (Vorl. Mitt.) — Österreich. Bot. Zeitschr. **77**: 43—45.
- WESMAEL, ALFR. 1893. Monographie des espèces du genre *Fraxinus*. — Bull. Soc. Bot. Belg. **31**: 69—117.
- WHERRY, E. T. 1929. Soil Acidity — its nature, measurement, and relation to plant distribution. — Ann. Rep. of the board of regents of the Smithsonian Inst. **1929**: 247—268.
- WIEDERSHEIM, W. 1903. Ueber den Einfluss der Belastung auf die Ausbildung von Holz- und Bastkörper bei Trauerbäumen. — Jahrb. wiss. Bot. **38**: 41—69.
- WIELER, A. 1888. Ueber den Antheil des secundären Holzes der dicotyledonen Gewächse an der Saftleitung und über die Bedeutung der Anastomosen für die Wasserversorgung der transpirierenden Flächen. — Ibid. **19**: 82—137.
- 1892. Ueber Beziehungen zwischen dem secundären Dickenwachsthum und den Ernährungsverhältnissen der Bäume. — Tharand. Forstl. Jahrb. **42**: 72—225, Tafel 1, 2.
- 1932. Ein Beitrag zum Verständnis der aktuellen Bodenazidität und ihres Einflusses auf das Wurzelwachstum. — Jahrb. wiss. Bot. **76**: 333—406, 7 Textabb.
- *WIGARD, A. 1888. Das Protoplasma als Fermentorganismus. Ein Beitrag zur Kenntnis der Bacterien, der Fäulnis, Gährung und Diastasewirkung, sowie der Molecularphysiologie. Nach dem Tode des Verf. vollendet und herausgegeben von E. DENNERT. Gr. 8°. X + 294 S. Marburg, Forsch. aus dem bot. Gart. zu Marburg. H. 3. (Ref. Bot. Cbl. 1888, Nr. 41, S. 35—38.)
- WIJK, F. J. 1881. Om fossilierna i Ålands silurkalk etc. — Bidr. till känn. av Finl. Nat. och Folk **35**.
- WILLIS, J. C. & BURKILL, J. H. 1894. Observations on the Flora of the Polland Willows near Cambridge. — Proc. Cambridge Phil. Soc. **8**: 82—91.
- WILLKOMM, M. 1896. Grundzüge der Pflanzenverbreitung auf der iberischen Halbinsel. — A. ENGLER & O. DRUDE: Die Vegetation der Erde. I. Leipzig.
- WIMAN, C. 1904. Studien über das Nordbaltische Silurgebiet. — Bull. Geolog. Inst. Univ. Upsala **6**: 12.
- WINTER, N. A. 1926. Über die Vegetation im Tale des Flusses Mga. — Bull. Jard. Bot. Républ. Russ. **25**: 158—176, 1 Karte.
- WITTRICK, V. B. 1880. Några bidrag till det hypokotyle internodiets samt hjärtbladens morfologi och biologi. — Förh. 12. Skand. Naturf. kongr. Stockholm, 1880. 9 S. 8°.

- WOLFF, A. & WOLFF, GERDA, 1930. Über den Einfluss des Kalkstickstoffs auf die Mikroflora des Bodens. — Zbl. Bakt., Abt. II, **81**: 221—230.
- WYDLER, H. 1860. Kleinere Beiträge zur Kenntnis einheimischer Gewächse. — Flora, **1860**, Nr. 40, S. 628.
- YOSHII, Y. 1925. Über die Reifungsvorgänge des Pharbitis-Samens mit besonderer Rücksicht auf die Keimungsfähigkeit des unreifen Samens. — Journ. Facult. of Sci. Tokyo. **1**: 1—139, 20 Textabb., 1 Taf.
- *ZEISKE, M. 1898. Die Wald- und Gebüschformationen, die Wiesenformationen, die Uferbestände, sowie die Acker- und Ruderalflora des Ringgaus. — Abh. u. Ber. 43 des Vereins f. Naturkunde zu Kassel über das 62. Vereinsjahr 1897—98, S. 23—42. Kassel. (Ref. Justs Bot. Jahresb. 1898, 1, S. 462.)
- ZELLER, A. 1936. Untersuchungen über Chlorophyllgehalt, Trockengewicht und Aschengehalt in Abhängigkeit von Seehöhe und Jahreszeit. — Beih. zum Bot. Cbl. **54**, Abt. A, S. 19—82.
- ZELLER, W. 1878. Beobachtungen über die Wirkung der Frühfröste am 26. und 27. September und am 10. October 1877 im botanischen Garten zu Marburg. — REGEL's Gartenflora **27**: 77—84.
- *ZIEGELHOFFER, M. 1880. Ueber Keimung. — Erdészeti Lapok. Budapest. **19**: 520—522. (Ungarisch.) (Ref. Justs Bot. Jahresb. 1881, 1, S. 31.)
- ZIEGLER, J. 1891. Pflanzenphänologische Beobachtungen zu Frankfurt a.M. — Ber. Senckenb. Naturforsch. Ges. **1891**: 40—158.
- *ZIOBROWSKI, St. 1930. Der Einfluss des strengen Winters im Jahre 1928/29 in der Gegend von Krakow. Krakow (Krakau) 20. S., 1 Textfig. 2 Taf. (Poln. m. deutsch. Zusammenf.). (Ref. Bot. Cbl., N. F. 22., 1932/33, S. 25.)
- *— 1931. Die Frostbeschädigung an einigen Laubgehölzen im Winter 1928/29. Krakow. 30 S., 28 Taf. (Poln. m. deutsch. Zusammenf.) (Ref. Bot. Cbl., N. F. 22, 1932/33, S. 122.)

Tabulae Biologicae et Tab. Biol. Periodicae 1925—1935. W. Funke, Berlin, Bd. I—VI (et I—IV). Herausgegeben von C. OPPENHEIMER und L. PINCUSSEN.



Karte I. Vgl. S. 232—233.



Karte II. Vgl. S. 232—233.

Standortsverzeichnis.

Nummer auf den Karten	Standort	Beobachtungszeit
1	Marienlyst, Südseeland	12. VII. 1933.
2	Ramsholm, Jomala, Åland	5. VII. 1927, 10.—12. VI. 1931, 10. VII. 1932, 4.—5. VII. 1936.
3	Monrepos, Viborg	11. VIII. 1935, 23. VI. 1936.
4	Bot. Garten, Helsingfors	Fast täglich Sommer 1934—1936. 5. I. 1936, 7. III. 1936, 15. IV. 1936.
5	Nåtö, Lemland, Åland	27. VI.—6. VII. 1931.
6	Ytternäs, Jomala, Åland	6. VI., 8.—10. VII. 1931.
7	Önningeby, Jomala, Åland	12. VII. 1932, 2. VII. 1936.
8	Svartsmara, Finström, Åland	15. VII. 1932, 2. VII. 1936.
9	Torp, Eckerö, Åland	14.—15. VII. 1932.
10	Kohave, Söndermarks H ^s , Südseeland, Dänemark	13.—14. VII. 1933.
11	Adlisberg, Zürich, Schweiz	2. VII. 1933, 29. VII. 1937.
12	Flüelen, Schweiz	1. VII. 1933, 30. VII. 1937.
13	Aberystwich, Wales	Nach Literaturangaben.
14	Amsterdam	»
15	Schelle (Zwolle)	»
16	Silkeborg, Jütland	15. VII. 1933.
17	Assens, Fünen	18. VII. 1933.
18	Skjörping, Jütland	16. VII. 1933.
19	Fornæs	17. VII. 1933.
20	Möckelö (Mariehamn), Åland	6.—10. VI. 1931, mehrmals VI. 1932.
21	Lorven, Vårdö, Åland	19. VI. 1931, 2. VII. 1936.
22	Långgårdsö, Vårdö, Åland	20. VI. 1931.
23	Klampenborg, Fortunen, Seeland	30. VII. 1933.
24	Aschaffenburg, Deutschland	Nach Literaturangaben.
25	Pähkinämäki, Valkjärvi	9.—10. VII. 1935, 22. VI. 1936.
26	Tiirismaa (Lahti)	12. VII. 1935, 25. VI. 1936.
27	Linzinger Tiergarten, Wiener Wald	25.—28. VI. 1933.
28	Häxberg, Järsö, Lemland, Åland	20. VII. 1932.
29	Lagedi, Estland	11. VI. 1933.
30	Eschenstandort zwischen Eglaine und Ilūkste, Lettland	19. VI. 1933.

Forts.

Nummer auf den Karten	Standort	Beobachtungszeit
31	Babtai, Litauen	16. VI. 1933.
32	Weichselufer südlich von Warschau	21. VI. 1933.
33	Bielowieska (Urwald)	19. VI. 1933.
34	Vranovice	23. VI. 1933.
35	Charvátska	23. VI. 1933.
	(Friedhof auf Hogland)	6.—7. VII. 1935.
36	Suurkylä »	» » »
	Kiiskinkylä »	» » »
	Maahelli »	» » »
37	Grägersö (Mariehamn), Åland	25. VII. 1931.
38	Slemmern » »	8. VI., 15.—30. VII. 1931, 20.—23. VI. 1932, 3. VII. 1936.
39	Geisberg (Heidelberg)	7. VII. 1933.
40	Oberwald (Karlsruhe)	5. VII. 1933.
41	Olsberg, Rheinfelden, Schweiz	4. VII. 1933.
42	Dalby hage, Südschweden	8. VIII. 1933.
43	Faido, Schweiz	1. VII. 1933, 2. VII. 1937.
44	Emkarby, Finström, Åland	16. VII. 1932.
45	Eschenlokalität bei Sattula, Kirch- spiel Hattula, Finnland	8. VIII. 1935, 24. VI. 1939.
46	Löparö, Sibbo, Finnland	12. VIII. 1932, 8. VIII. 1936.
47	Storskov, Seeland	30. VII. 1933.
48	Larsmo bei Jakobstad	Mehrmals Mai, Juni, Sept.
49	Tvärminne, Finnland	Täglich 11.—29. VIII. 1931, 17. VIII. 1936.
50	Lillholmen, Lemland, Åland	12. VII. 1932.
51	Eskeli, Asikkala, Finnland	7. VIII. 1935.
52	Slätholm, Lemland, Åland	7. VII. 1932.
53	Jomala »	7.—8. VI. 1931.
54	Skarpnätö, Hammarland, Åland ..	12. VII. 1932.

Eine Karte von Åland in Massstab 1 : 400.000 ist in den folgenden Arbeiten von A. PALMGREN enthalten: 1912, 1915—1917, 1921, 1922a, 1922b, 1925, 1927.





Abb. 1. Esche an der Leeseite einer Erhebung in der Aussenschärenzone, oberhalb des Felsenkammes; die Krone *ausgebreitet*. Idö, Åland, Juli 1932.

Aufnahme Verf.



Abb. 2. *Phototropische Auswärtsbiegung* infolge Lichtabschirmung, dann *Aufwärtsbiegung*, nachdem die Lichtabschirmung von oben aufgehört hat. Bot. Garten, Helsingfors, 1935.

Aufnahme Verf.

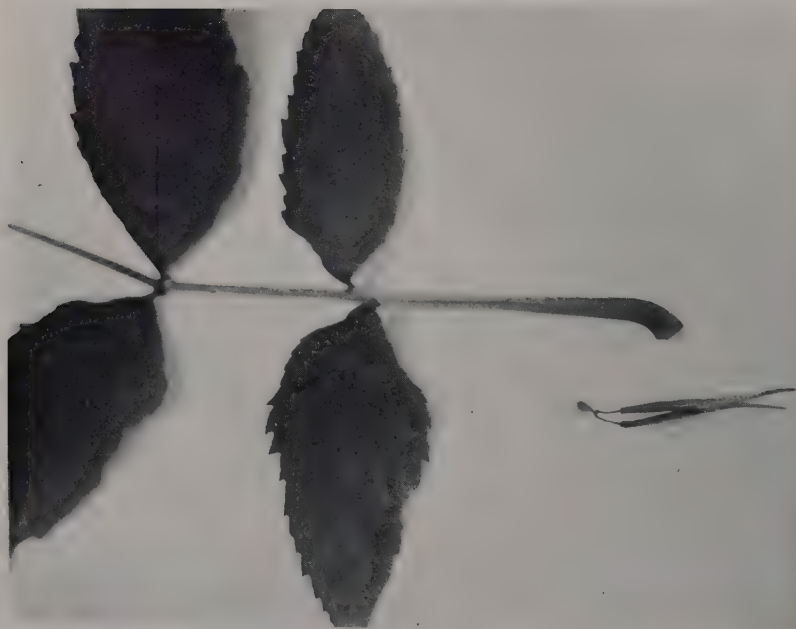


Abb. 3. *Fraxinus excelsior* f. *pendula*. Früchte ohne Spiraldrehung, jedoch an der Spitze auseinandergebogen. Die Fiederblättchen infolge des Lichteinflusses in verschiedener Höhe befestigt. Observatoriumhügel, Helsingfors, Juni 1935. Aufnahme Verf.



Abb. 4. *Lichteinwirkung auf Eschenblätter*. Beide Seitenknospen zunächst am Spross in der Weise beeinflusst, dass die Fiederblättchenanzahl an der Sonnen- und an der Schattenseite der beiden untersten Blätter verschieden ist (3 bzw. 2). Die Endblättchen sind in beiden Fällen verhältnismässig gross, da sie auch das an der Schattenseite des Mittelnervs nicht abgeschnürte Fiederblättchen enthalten. Bot. Garten, Helsingfors, Juni 1935.

Aufnahme Verf.



Abb. 5. *Vertrocknung* von Eschenzweigen infolge mangelhafter Ernährung der vegetativen Sprosse nach reichlicher Fruchtbildung. Brändö, Åland, Juni 1935.
Aufnahme Verf.



Abb. 6. Durch Wind *ausgetrocknete* Eschenzweige, so dass eine buschige Wuchsform entsteht. Draksö-Sund, Süd-Sottunga, Åland, 1932.
Aufnahme Verf.



Abb. 7. 6.5 cm lange Eschenblätter, nur auf Kosten der in den Knospen vorhandenen Reservahrung ausgetrieben. Jakobstad, April 1936. Aufnahme Verf.



Abb. 8. Erfrorener Gipfel einer alleinstehenden Esche bei Hullberga, Saltvik, Åland, 1932. Aufnahme Verf.



Abb. 9. *Nach reichlicher Fruchtbildung abgestorbene Eschenzweige.* Die Fruchtstiele sind infolge des Abstandes nicht sichtbar. Die Wuchskraft war nach der Fruchtbildung so erschöpft, dass die Knospen der vegetativen Sprosse spät und schwach trieben. Zusammen mit der Fruchtbildung wirkt die Kälte austrocknend. Åland, 1932.

Aufnahme Verf.

Abb. 12. *Alpenmatten mit Eschen* bei Flüelen am Vierwaldstättersee. Zone
an der Höhengrenze der Esche nach den abkühlenden Alpengipfeln zu.
1. Nadelwaldzone, 2. Eschenzone.
Aufnahme Verf.

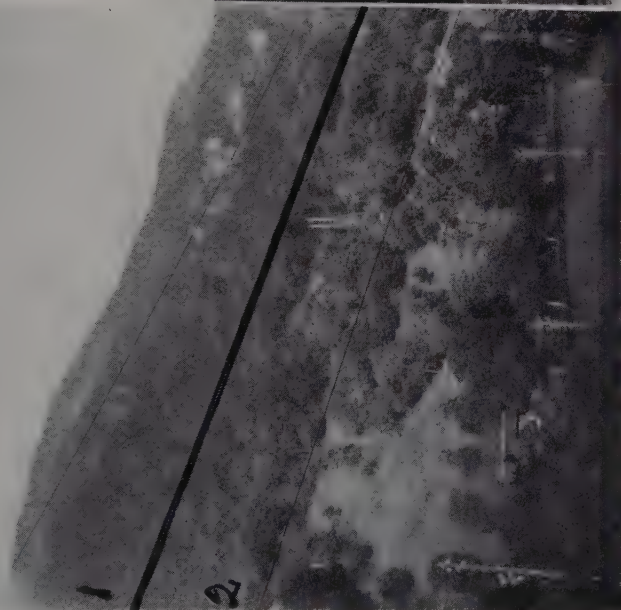




Abb. 13. Eschenhochwald, Svartsmara, Åland, 1932.
Aufnahme Verf.



Abb. 14. Jungeschenbestand auf feuchtem Torfboden.
Eschenlokalität bei Torp, Eckerö, Åland, 1932.
Aufnahme Verf.



Abb. 16. Sechs Eschenstämme, vegetativ aus *einer Stubbe* hervorgegangen. Strand am Slemmern, ca. 2 km nördlich von Mariehamn, Åland, 1931. Aufnahme Verf.



Abb. 15. *Eschenwurzeln*, teils stark verzweigt in der Oberflächenschicht mit geringerer Azidität, teils »spiralgig« (rechts oben), wo die Wuchsrichtung durch die Azidität verändert ist. Löparö, Sibbo, Südfinland, 1936. Aufnahme Verf.



Abb. 17. *Eschen-»runna«* (= kreisförmige Ausbreitung der von einer Stubbe vegetativ ausgegangenen Eschen). Durchmesser der »runna« 2.3 m. Hettorna, Kumlinge, Åland, 1932. Aufnahme Verf.



Abb. 18. Eine durch wiederholte Abästung *kugelförmig* gewordene Esche. Nätö, Lemland, Åland, 1931. Aufnahme Verf.



Abb. 19. *Vegetativer Zuwachs bei umgelegten Jungeschen.* Bei der oberen, an den Boden gedrückten Eschenpflanze sind aus den Seitenknospen 3 relative Hauptstämmchen emporgewachsen. Löparö, Finnland, 1936. — Bei der unteren Eschenpflanze (in Seitenlage aufgenommen) wachsen die Wurzeln in der Humusschicht (durch zwei parallele Striche bezeichnet) meist in horizontaler Richtung. Der Humus hatte pH 6.3—6.5, was für die Esche optimal ist.

Aufnahme Verf.



Abb. 20. *Die Esche im Kampf mit der Birke.* Die schlanke polypleide *Betula pubescens* überragt die diploide Esche. Jomala, Önnungeby, 3. Landzunge nach Osten, Åland, 1932. Aufnahme Verf.



Abb. 21. *I. Untergangsstadium der Esche*. Der Eschenbestand ist zur Gewinnung besseren Heus stark ausgelichtet. Landenge zwischen dem West- und Ostfjärd, Emkarby, Åland, 1932. Aufnahme Verf.



Abb. 22. *II. Untergangsstadium der Esche*. Lichterwerden mit starker Gipfelaus-
 ästung auf Weideland. Skarpnåtö, Hammarland, Åland, 1932. Aufnahme Verf.



Abb. 23. III. *Untergangsstadium der Esche*. Lichtung und wiederholte Ausäutung bei Stockung des Wachstums. Die Esche vertrocknet im Gipfel und stirbt allmählich ab. Skarpnätö, Hammarland, Åland, 1932.

Aufnahme Verf.



Abb. 24. IV. *Untergangsstadium der Esche*. Die Eschenwiese ist in Acker verwandelt, nachdem das Wachstum der Eschen nach Ausästungen ganz aufgehört hat. Im Hintergrunde kümmernder Eschenbestand. Finström, Äl., 1932. Aufnahme Verf.



Abb. 25. Typischer Waldeschenbestand. Dalby hage, Schonen, Südschweden, 1933. Aufnahme Verf.

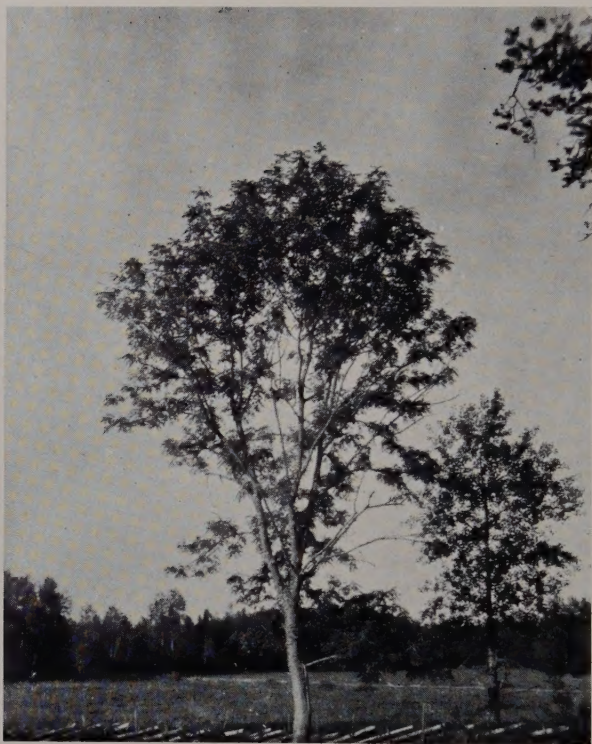


Abb. 26. *Kugelförmige Esche auf Weideland bei Svartsmara, Finström, Åland, 1932.*

Aufnahme Verf.

